Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer ...

August Weismann

PB

DIE

KONTINUITÄT DES KEIMPLASMAS

ALS GRUNDLAGE EINER

THEORIE DER VERERBUNG.

EIN VORTRAG

VON

DR. AUGUST WEISMANN,
PROFESSOR IN FREIBURG I. BR.

ZWEITE AUFLAGE.

JENA.
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1892.

DIE

CONTINUITÄT DES KEIMPLASMAS

ALS GRUNDLAGE EINER

THEORIE DER VERERBUNG.

EIN VORTRAG

VON

DR. AUGUST WEISMANN,

PROFESSOR IN FREIBURG I. BR.

ZWEITE AUFLAGE.

JENA.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER.

1892.

VORWORT.

Die in der vorliegenden Schrift entwickelten Gedanken wurden zuerst in vergangenem Winter in einer vor Studirenden der hiesigen Universität abgehaltenen Vorlesung ausgesprochen und bald darauf, d. h. im Februar und Anfang März, in ihrer jetzigen Form niedergeschrieben. Ich erwähne dies, weil man ohne Kenntniss dieses Umstandes vielleicht geneigt sein könnte, mir eine etwas ungleiche Berücksichtigung der neuesten Schriften über verwandte Fragen vorzuwerfen. So erhielt ich die Schrift von Oscar Hertwig: „Zur Theorie der Vererbung", erst nach dem Niederschreiben meiner Arbeit, und ich habe desshalb weniger Bezug auf sie nehmen können, als es sonst wohl geschehen wäre. Auch der Aufsatz von Kölliker über „Die Bedeutung der Zellkerne für die Vorgänge der Vererbung" erschien erst nach Vollendung meines Manuscriptes. Die sachliche Behandlung der betreffenden Fragen ist indessen durch diesen Umstand nicht berührt worden, da ich mich in dem wesentlichsten Punkt, der Bedeutung des Kerns, mit den beiden genannten Forschern in Uebereinstimmung befinde, solche Punkte aber, in denen meine Auffassung nicht mit der ihrigen zusammentrifft, durch Einschaltungen noch zur Sprache gebracht werden konnten.

Freiburg i. Br., den 16. Juni 1885.

Der Verfasser.

INHALTSÜBERSICHT.

1*

EINLEITUNG.

Wenn wir sehen, wie bei den höheren Organismen sich die kleinsten Einzelheiten des Baues, der körperlichen und geistigen Anlagen von der einen auf die andere Generation vererben, wenn wir bei allen Thier- und Pflanzenarten die tausenderlei charakteristischen Bauverhältnisse unverändert durch lange Generationsreihen hindurch sich fortsetzen, ja sie in manchen Fällen durch eine ganze geologische Periode hindurch unverändert fortbestehen sehen, so fragen wir wohl mit Recht nach den Ursachen einer so auffallenden Erscheinung, wir fragen, wie Solches möglich ist, wodurch das Individuum im Stande ist, seinen eignen Bau mit solcher Genauigkeit auf die Nachkommen zu übertragen. Und wenn die nächste Antwort darauf lautet: eine Zelle aus den Millionen der verschiedenartigst differenzirten Zellen, welche den Körper zusammensetzen, sondert sich als Fortpflanzungszelle ab, löst sich vom Organismus los und besitzt die Fähigkeit, alle Eigenthümlichkeiten des gesammten Körpers in dem neuen Individuum wieder erstehen zu lassen, welches durch Zelltheilung und complicirteste Differenzirung aus ihr hervorwächst, so folgt die präcisere Frage: wie kommt die einzelne Zelle dazu, das Ganze mit „Portrait-Aehnlichkeit" reproduciren zu können?

Die Antwort ist schwer, und manche Versuche, das Räthsel zu lösen, sind gemacht worden; keiner aber hat die

Lösung gebracht oder kann auch nur als der Anfang einer Lösung, als die sichere Basis betrachtet werden, auf welcher der Zukunft die vollständige Lösung gelingen muss. Weder Häckel's[1]) Perigenesis der Plastidule, noch Darwin's[2]) Pangenesis kann als eine solche angesehen werden. Die erstere beschäftigt sich eigentlich überhaupt nicht mit dem Theil des Problems, welches hier in den Vordergrund gestellt ist, mit der Erklärung der Thatsache, dass die Vererbungstendenzen sich in einzelnen Zellen zusammenfinden, sondern mehr mit der Frage, in welcher Form man sich die Uebertragung einer bestimmten Entwicklungsrichtung in die Fortpflanzungszelle und von dieser weiter auf den daraus hervorgehenden Organismus zu denken habe. Ebenso auch His[3]), der die Vererbung mit Häckel als eine Uebertragung bestimmter Bewegungsvorgänge ansieht. Darwin's Hypothese dagegen nimmt allerdings gerade das Grundproblem in Angriff, begnügt sich aber damit, eine gewissermaassen „provisorische", d. h. eine rein formale Lösung desselben zu geben, die ausgesprochnermaassen gar nicht den Anspruch macht, die wirklichen Vorgänge aufzudecken, vielmehr nur den, alle Erscheinungen der Vererbung von einem Gesichtspunkt zu übersehen. Dieses Ziel hat sie erreicht, und ich glaube, sie hat unbewusst noch mehr geleistet, indem die consequente Durchführung ihres Princips gezeigt hat, dass die wirklichen Ursachen der Vererbung nicht in einer „Keimchenbildung" von Seiten der Körperzellen, oder in irgendwie verwandten Vorgängen liegen können. Die Unwahrscheinlichkeiten, zu welchen jede solche Theorie führen muss, sind so gross, dass wir mit Bestimmtheit sagen können: so kann es nicht sein. Auch der durchdachte und geistreiche Versuch von Brooks[4]),

---

[1]) Häckel, „Ueber die Wellenzeugung der Lebenstheilchen etc." Berlin 1876.

[2]) Darwin, „Das Variiren der Thiere und Pflanzen etc." Bd. II. Stuttgart 1873.

[3]) His, „Unsre Körperform etc." Leipzig 1875.

[4]) Brooks, „The law of heredity". Baltimore 1883.

die Pangenesis-Theorie umzugestalten, kann doch auch dem Vorwurf nicht entgehen, dass er mit Möglichkeiten operirt, die man wohl sicher als Unwahrscheinlichkeiten bezeichnen darf. Wenn ich aber auch der Ansicht bin, dass die ganze Grundlage der Pangenesis-Theorie, mag sie wie immer umgestaltet werden, aufgegeben werden muss, so halte ich dennoch ihre Aufstellung für ein Verdienst, für einen jener Umwege, welche die Wissenschaft machen musste, um zur Wahrheit zu gelangen. Sie ist das letzte Aufleuchten jener ältesten Vererbungstheorie des Demokrit, nach welcher der Same von den sämmtlichen Theilen der Körper beider Zeugenden ausgeschieden und belebt wird durch eine körperliche Kraft, nach welcher der Same jedes Körpertheils diesen Theil wiedererzeugt[1]).

Wenn es nun aber nach unsern heutigen physiologischen und morphologischen Vorstellungen undenkbar ist, dass von jeder Zelle des Organismus „Keimchen“ abgegeben werden, die sich zu jeder Zeit überall im Körper finden, sich in den Geschlechtszellen ansammeln, und die nun die Fähigkeit besitzen, in bestimmter Reihenfolge wieder zu den verschiedenen Zellen des Organismus zu werden, so dass jede Geschlechtszelle ein Abbild des elterlichen Körpers zu liefern im Stande ist, so fragt es sich, in welch andrer Weise man eine Grundlage für die Begreiflichkeit der Vererbung schaffen kann. Ich habe es hier nicht mit der ganzen Vererbungs-

---

[1]) Die Galton'schen Transfusions-Versuche an Kaninchen haben inzwischen den förmlichen Beweis geliefert, dass Darwin's Keimchen nicht in Wirklichkeit existiren. Roth meint zwar, dass Darwin ja nie behauptet habe, dass seine „Keimchen die Blutbahn benutzen“, allein es lässt sich einerseits nicht absehen, warum — da sie ja doch fortwährend durch den Körper kreisen sollen — sie die günstige Gelegenheit der Blutbahn nicht benutzen sollten, und andrerseits lässt sich auch nicht einsehen, wie sie es anfangen sollten, um die Blutbahn zu vermeiden. Darwin hat sehr weise gehandelt, wenn er sich auf nähere Einzelheiten über die Bahnen, in welchen seine Keimchen kreisen, gar nicht einliess. Er gab seine Hypothese als ein formales Erklärungsprincip, nicht als ein reales.

frage zu thun, sondern immer nur mit der einen, aber fundamentalen Frage: wie kommt eine einzelne Zelle des Körpers dazu, die sämmtlichen Vererbungstendenzen des gesammten Organismus in sich zu vereinigen? Die weitere Frage, durch welche Kräfte, welchen Mechanismus diese Tendenzen beim Aufbau des neuen Organismus zur Entfaltung kommen, lasse ich hier ganz aus dem Spiel. Aus diesem Grunde sehe ich auch zunächst noch ganz von den Ansichten Nägeli's ab, die in letzter Beziehung ohne Zweifel eine hohe Bedeutung beanspruchen können, während sie jene Fundamentalfrage nur leicht berühren, wie später zu zeigen sein wird.

Wenn es nun nicht möglich ist, dass die Keimzelle gewissermaassen ein „Extract des ganzen Körpers ist", dass die sämmtlichen Zellen des Organismus Theilchen den Keimzellen zusenden, durch die dieselben ihre Vererbungskraft erlangen, so gibt es, wie mir scheint, überhaupt nur noch zwei physiologisch denkbare Möglichkeiten, wie Keimzellen von solchen Eigenschaften, wie wir sie an ihnen kennen, entstehen könnten; entweder die Substanz der elterlichen Keimzelle besitzt die Fähigkeit, einen Kreislauf von Veränderungen durchzumachen, welche durch den Aufbau des neuen Individuums hindurch wieder zu identischen Keimzellen führt, oder die Keimzellen entstehen in ihrer wesentlichen und bestimmenden Substanz überhaupt nicht aus dem Körper des Individuums, sondern direkt aus der elterlichen Keimzelle.

Ich halte die letztere Ansicht für die richtige, habe sie seit einer Reihe von Jahren aufgestellt und in verschiedenen Schriften zu vertheidigen und weiter zu führen versucht; ich möchte sie als die Theorie von der „Continuität des Keimplasmas" bezeichnen, da sie auf der Vorstellung beruht, dass die Vererbung dadurch zu Stande kommt, dass ein Stoff von bestimmter chemischer und besonders molekülarer Beschaffenheit von einer Generation auf die andere sich überträgt. Ich nannte diesen Stoff „Keimplasma", schrieb

ihm eine überaus complicirte feinste Structur zu als Ursache seiner Fähigkeit, sich zu einem complicirten Organismus zu entwickeln, und suchte die Vererbung dadurch zu erklären, dass bei jeder Ontogenese ein Theil des specifischen „Keimplasmas", welches die elterliche Eizelle enthält, nicht verbraucht wird beim Aufbau des kindlichen Organismus, sondern unverändert reservirt bleibt für die Bildung der Keimzellen der folgenden Generation.

Es ist klar, dass diese Vorstellung von der Entstehung der Keimzellen die Erscheinung der Vererbung sehr einfach insoweit erklärt, als sie dieselbe auf Wachsthum zurückführt, auf die Grunderscheinung alles Lebens, auf die Assimilation. Sobald die Keimzellen der aufeinander folgenden Generationen in direkter unmittelbarer Continuität stehen, also gewissermaassen nur verschiedne Stücke derselben Substanz sind, müssen oder können sie auch dieselbe Molekülarstructur besitzen und werden deshalb unter bestimmten Entwicklungsbedingungen auch genau dieselben Stadien durchlaufen, dasselbe Endprodukt liefern müssen. Die Annahme einer Continuität des Keimplasmas, indem sie einen identischen Ausgangspunkt für die aus einander hervorgehenden Generationen herstellt, erklärt somit, warum aus ihnen allen ein identisches Produkt hervorgeht, mit andern Worten, sie erklärt die Vererbung bis zu dem Räthsel der Assimilation und der unmittelbar bewirkenden Ursachen der Ontogenese herab, sie schafft also den Boden, von welchem aus die Erklärung dieser Erscheinungen in Angriff genommen werden kann.

Allerdings stellen sich aber dieser Theorie auch Schwierigkeiten in den Weg, insofern sie nämlich nicht im Stande zu sein scheint, einer gewissen Klasse von Erscheinungen gerecht zu werden: der Vererbung der sog. erworbenen Abänderungen. Ich habe deshalb gleich in meiner ersten Schrift über Vererbung[1]) diesen Punkt speciell ins Auge gefasst und glaube wenigstens so viel gezeigt zu haben, dass die bis dahin

[1]) Aufsatz II.

allgemein angenommene Vererbung „erworbener“ Charaktere nichts weniger als erwiesen ist, dass ganze grosse Klassen von Thatsachen, die man so gedeutet hat, ebenso gut anders gedeutet werden können und in vielen Fällen müssen, und dass keine Thatsache — bisher wenigstens — bekannt geworden ist, die in unlöslichem Widerspruch mit der Annahme einer Continuität des Keimplasmas stünde. Ich sehe auch heute noch keinen Grund, von dieser Meinung abzuweichen, und habe keinen Einwurf kennen gelernt, den ich für stichhaltig ansehen müsste.

E. Roth[1]) hat mir entgegengehalten, dass „auf dem Gebiet der Pathologie uns auf Schritt und Tritt die Thatsache entgegentrete, dass erworbene locale Krankheiten als Dispositionen auf die Nachkommen vererbt werden können“; allein alle derartigen Fälle leiden an dem schweren Mangel, dass eben gerade der Punkt, auf welchen es in erster Linie ankommt, nicht erweisbar ist — die Annahme nämlich, dass in dem betreffenden Fall wirklich eine „erworbene“ Anlage vorliegt. Es ist zwar nicht meine Absicht, hier näher auf die Frage der „erworbenen“ Charaktere einzugehen, ich hoffe dies später in ausführlicher Weise thun zu können, aber darauf möchte ich doch hinweisen, dass man sich vor Allem klar machen muss, was eigentlich der Ausdruck „erworbener Charakter“ bedeutet. Ein Organismus kann Nichts erwerben, als wozu die Disposition schon in ihm liegt; erworbene Charaktere sind also nichts Anderes, als locale oder auch allgemeine Variationen, die durch bestimmte äussere Einflüsse erzeugt sind. Wenn durch lange fortgesetztes Hantiren mit dem Gewehr der sog. „Exercierknochen“ entsteht, so beruht dies doch darauf, dass dieser wie jeder Knochen die Prädisposition in sich trägt, auf bestimmte mechanische Reize mit Wachsthum in bestimmter Richtung und bestimmtem Maasse zu antworten; die Prädisposition zum Exercierknochen ist

[1]) E. Roth, „Die Thatsachen der Vererbung“. 2. Aufl. Berlin 1885. p. 14.

also vorhanden, sonst könnte er sich nicht bilden, und genau ebenso ist es mit allen andern „erworbenen Eigenschaften". Es kann Nichts an einem Organismus entstehen, was nicht als Disposition in ihm vorhanden gewesen wäre, denn jede „erworbene" Eigenschaft ist Nichts als die Reaction des Organismus auf einen bestimmten Reiz. Es ist mir deshalb auch niemals eingefallen, die Vererbung von Prädispositionen zu leugnen, wie E. Roth zu glauben scheint. Ich gebe vollkommen zu, dass z. B. die Prädisposition zum Exercierknochen verschieden gross ist, und dass eine grosse Prädisposition vom Vater auf den Sohn vererbt werden kann, einfach als eine empfindlichere Constitution des Knochengewebes; aber ich bestreite, dass der Sohn einen Exercierknochen bekommt, ohne exerciert zu haben, oder dass er ihn auch nur leichter durch Exercieren bekommt, als der Vater, deshalb, weil dieser ihn durch Exercieren zuerst „erworben" hat. Ich glaube, dass dies ebenso wenig der Fall sein kann, als dass das Blatt einer Eiche eine Galle erzeugt, ohne von einer Gallwespe angestochen zu sein, obwohl doch schon Tausende von Eichen-Generationen von Gallwespen angestochen wurden und diese Eigenschaft, Gallen zu produciren, „erworben" haben. Ich bin auch weit entfernt zu behaupten, dass das Keimplasma, welches meiner Ansicht nach als Träger der Vererbung von einer Generation auf die andere übergeht, absolut unveränderlich wäre, oder gänzlich unempfindlich gegen die Einflüsse, welche von dem Organismus ausgehen, in dem es sich zu Keimzellen ausgestaltet. Ich habe vielmehr zugegeben, dass ein verändernder Einfluss der Organismen auf ihre Keimzellen denkbar, ja bis zu einem gewissen Grad sogar unvermeidlich ist. Ernährung und Wachsthum des Individuums werden gewiss einen Einfluss auf die in ihm enthaltenen Keime ausüben, aber erstens einen ungemein geringen und zweitens nicht in der Weise, wie man es sich gewöhnlich denkt. Eine „Wachsthumsänderung an der Peripherie", z. B. der Exercierknochen, wird niemals eine solche Aenderung in der Molekülarstructur des Keimplasmas hervorrufen, dass

die Disposition zum Exercierknochen sich erhöhte, dass also der Sohn eine erhöhte Empfindlichkeit seiner Knochen, oder gar des betreffenden einen Knochens ererbte, sondern so, dass die Keimzelle etwaige, durch die „Wachsthumsänderung an der Peripherie" hervorgerufene Ernährungsänderungen mit irgend einer Aenderung in der Grösse, Zahl oder vielleicht auch Anordnung ihrer Molekülar-Elemente beantwortete. Ob das Letztere überhaupt der Fall sein kann, lässt sich heute noch mit Recht anzweifeln, jedenfalls aber — wenn es sein kann — hat die Qualität der Veränderung des Keimplasmas Nichts zu thun mit der Qualität des „erworbenen Charakters", sondern nur mit dessen Beeinflussung der allgemeinen Ernährungsverhältnisse. Im Fall des Exercierknochens würde z. B. die allgemeine Ernährungsänderung gleich Null sein; wäre aber der betreffende Knochenauswuchs im Stande, die Grösse eines Carcinoms zu erreichen, so wäre eine Störung der Allgemeinernährung des Körpers und möglicherweise auch ein Einfluss auf die Keimzellen denkbar. Dass aber auch dann dieser Einfluss ausserordentlich gering sein muss, ja, dass er möglicherweise die Molekülarstructur des Keimplasmas gar nicht berührt, das zeigt uns eben die ungemeine Strenge der Vererbung und das Experiment an Pflanzen, welche nach Nägeli Generationen hindurch stark veränderten Ernährungsbedingungen unterworfen werden können, ohne doch irgend eine sichtbare, erbliche Veränderung zu erleiden. Es ist also bis jetzt noch nicht einmal erwiesen, dass Ernährungsänderungen auch Aenderungen in der Molekülarstructur[1]) des Keimplasmas erzeugen können, geschweige denn, dass irgendwie auch nur wahrscheinlich gemacht werden könnte, dass „erworbene" Abänderungen, die keinen Einfluss auf die Allgemeinernährung haben, sich in den Keimzellen geltend machen könnten. Wenn man aber erwägt, dass jede

[1]) Ich lasse diesen Ausdruck stehen, obgleich ich heute dafür lieber einfach „Zusammensetzung", oder auch „Architektur" des Keimplasmas sagen würde. W. 1892.

sog. „Disposition“ eines Organismus, d. h. also jede Fähigkeit desselben oder eines seiner Theile, auf bestimmte Reize in bestimmter Weise zu antworten, angeboren sein muss, und weiter, dass jede „erworbene“ Eigenschaft nur eben die Reaction eines irgendwie disponirten Theils auf eine äussere Einwirkung sein kann, so wird man zugeben, dass von dem, was eine „erworbene“ Eigenschaft entstehen lässt, nur das vererbt werden kann, was vorher schon da war, nämlich die Disposition dazu; dass diese aber aus dem Keim hervorgeht und es somit für die folgende Generation ganz gleichgültig ist, ob die Disposition zur Entfaltung kommt oder nicht. Die Continuität des Keimplasmas genügt vollkommen zur Erklärung dieser Erscheinung.

Ich glaube desshalb nicht, dass von Seiten der thatsächlich beobachteten Vererbungserscheinungen meiner Hypothese ein begründeter Einwurf gemacht werden kann. Nimmt man sie an, so erscheint dadurch Manches in anderem Licht als unter der bisherigen Voraussetzung, der Organismus erzeuge die Keimzellen stets wieder von Neuem und allein aus sich selbst heraus. Die Keimzellen erscheinen jetzt nicht mehr als das Produkt des Körpers, wenigstens nicht in ihrem wesentlichsten Theil, dem specifischen Keimplasma, sie erscheinen vielmehr als etwas der Gesammtheit der Körperzellen Gegenüberzustellendes, und die Keimzellen aufeinander folgender Generationen verhalten sich ähnlich, wie eine Generationsfolge von Einzelligen, welche durch fortgesetzte Zweitheilung auseinander hervorgehen. Allerdings gehen die Generationen der Keimzellen meistens nicht schon als vollständige Zellen auseinander hervor, sondern nur als minimale Theilchen von Keimplasma, aber dieses bildet eben doch die Grundlage der Keimzellen der folgenden Generation, das Bestimmende, welches denselben ihren specifischen Charakter aufdrückt. Schon vor mir haben G. Jäger[1]), Rauber und M. Nuss-

[1]) Jäger, „Lehrbuch der allgemeinen Zoologie“. Leipzig 1878. Bd. II.

baum [1]) Gedanken über Vererbung geäussert, die den meinigen sehr nahe stehen. Sie gingen von der Vorstellung aus, dass ein direkter Zusammenhang zwischen den Keimzellen aufeinander folgender Generationen bestehen müsste, und suchten diesen durch die Annahme herzustellen, dass die kindlichen Keimzellen sich schon gleich zu Beginn der Embryonalentwicklung oder doch jedenfalls noch vor jeder histologischen Differenzirung von der elterlichen Keimzelle ablösten. In dieser Form aber lässt sich die Ansicht nicht halten, sie widerspricht zahlreichen Thatsachen; eine Continuität der Keimzellen findet heute nur noch in den allerseltensten Fällen statt, das hindert aber nicht, eine Continuität des Keimplasmas anzunehmen, und für eine solche lassen sich noch weitere und gewichtige Belege beibringen. Ich will versuchen, die soeben in kurzer Zusammenfassung gegebene Theorie in Folgendem weiter zu führen, sie gegen Einwände zu vertheidigen, welche ihr gemacht sind, und neue Folgerungen aus ihr zu ziehen, welche vielleicht im Stande sind, bekannte, aber unverstandene Thatsachen unserer Erkenntniss näher zu bringen. Jedenfalls — so scheint es mir — verdient diese Theorie von der Continuität des Keimplasmas nach allen Richtungen verfolgt und durchgedacht zu werden, denn sie ist die einfachste und nächstliegende, und man wird erst dann berechtigt sein, sie zu verlassen und zu einer complicirteren zu greifen, wenn ihre Unhaltbarkeit sich erwiesen haben sollte. Sie setzt Nichts voraus als Vorgänge, die, wie die Assimilation oder die Entwicklung gleicher Organismen aus gleichen Keimen, sich zwar noch nicht verstehen, wohl aber täglich beobachten lassen, während jede andere Vererbungstheorie Hypothesen zu Grunde legen muss, die unbeweisbar sind. Es könnte nun freilich trotzdem sein, dass eine Continuität des Keimplasmas nicht in der Weise vorhanden ist, wie ich es mir vorstelle, denn Niemand kann

[1]) M. Nussbaum, „Die Differenzirung des Geschlechts im Thierreich". Arch. f. mikros. Anat., Bd. XVIII, 1880.

heute schon sagen, ob alle bekannten Thatsachen mit ihr stimmen und in ihr ihre Erklärung finden. Auch bringt ja die rastlose Forschung jeden Tag neue Thatsachen, und ich bin weit entfernt zu behaupten, dass diese nicht eine Widerlegung meiner Anschauung enthalten könnten. Sollte aber auch diese Theorie später wieder verlassen werden müssen, so scheint sie mir doch für jetzt als ein nothwendiger Durchgangspunkt unserer Erkenntniss, sie musste aufgestellt und sie muss durchgearbeitet werden, mag die Zukunft sie nun als richtig oder als falsch erweisen. In diesem Sinne habe ich die folgenden Erwägungen angestellt, und in diesem möchte ich, dass sie gelesen würden.

I. DAS „KEIMPLASMA".

Zunächst wäre der Begriff des „Keimplasmas" genauer zu präcisiren.

Ich habe in meinen bisherigen Schriften, die dieses Thema berührten, nur einfach von „Keimplasma" gesprochen, ohne mich näher darüber auszulassen, in welchem Theil der Zelle dieser Träger der specifischen Natur der Art und des Individuums zu suchen sei. Einestheils genügte dies für den beabsichtigten Gedankengang, anderntheils schienen mir zu einer genaueren Präcisirung die bekannten Thatsachen noch zu unvollständig. Ich stellte mir unter Keimplasma diejenige Parthie einer Keimzelle vor, deren chemisch-physikalische Beschaffenheit einschliesslich ihrer Molekülarstructur ihr die Fähigkeit verleiht, unter bestimmten Verhältnissen zu einem neuen Individuum derselben Art zu werden, also eine solche Substanz, wie sie Nägeli[1]) kurze Zeit darauf als Idioplasma bezeichnete und in bewunderungswürdiger Weise dem Verständniss näher zu bringen suchte. Wohl hätte man damals schon mit einiger Wahrscheinlichkeit in der organisirten Kernsubstanz den Träger der Vererbungserscheinungen vermuthen können, aber

[1]) Nägeli, „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre". München und Leipzig 1884.

irgend welche Sicherheit darüber fehlte doch noch. O. Hertwig[1]) und Fol[2]) hatten gezeigt, dass der Befruchtungsprocess mit einer Kerncopulation einhergeht, und Hertwig hatte sogar schon bestimmt ausgesprochen, „die Befruchtung beruhe allgemein auf der Copulation zweier Kerne", allein die Mitwirkung des Zellkörpers der beiden Keimzellen war doch um so weniger ganz auszuschliessen, als in allen den beobachteten Fällen die Samenzelle sehr klein und in der Form eines Spermatozoons gestaltet war, so dass sich nicht bestimmt erkennen liess, wieviel von ihrem Zellkörper mit dem weiblichen Eikörper verschmilzt, und in welcher Weise dies geschieht. Ohnehin war es ja längere Zeit hindurch sehr zweifelhaft, ob die Spermatozoen überhaupt ächte Kernsubstanz enthalten, und Fol sah sich desshalb noch 1879 zu dem Schluss gedrängt, dass dieselben nur aus Zellsubstanz mit Ausschluss von Kernsubstanz bestünden. Im nächsten Jahr folgten dann meine Angaben über die Samenzellen der Daphniden, welche wohl geeignet gewesen wären, jeden Zweifel an der Zellennatur und dem Besitz eines völlig normalen Kerns der Samenkörper zu beseitigen, hätte man ihnen von Seiten der Samen-Histologen einige Aufmerksamkeit geschenkt[3]).

In demselben Jahr 1880 fasste Balfour die Thatsachen folgendermaassen zusammen: „Der Befruchtungsakt lässt sich also darstellen als eine Verschmelzung des Eies und des Spermatozoons, und der wichtigste Zug an diesem Akte

---

[1]) O. Hertwig, „Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies". Leipzig 1876.

[2]) Fol, „Recherches sur la fécondation etc." Genève 1879.

[3]) Wie schon früher, so auch in seiner neuesten Publikation erklärt Kölliker die „Samenfäden" für blosse Kerne. Zugleich erkennt er aber auch die Existenz von Samenzellen bei gewissen Arten an. Die Beweise für die erstere Behauptung müssten indessen wohl erheblich stärkere sein, sollten sie genügen, um eine in sich so unwahrscheinliche Hypothese zu stützen, wie die ist, dass der morphologische Werth der Befruchtungselemente ein verschiedener sein könne; vergl. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 42.

scheint die Vereinigung eines männlichen und eines weiblichen Kernes zu sein" [1]).

Allerdings hatte Calberla an dem Ei der Neunaugen direkt gesehen, dass der Schwanz des Spermatozoons nicht mit in das Ei eindringt, sondern im Mikropylenkanal der Eihaut stecken bleibt; allein der Kopf und „ein Theil des Mittelstücks", welche die Befruchtung bewirken, enthalten jedenfalls doch nicht blos Kernsubstanz, sondern auch etwas vom Zellkörper, und wenn die Menge von Zellsubstanz, welche damit ins Ei gelangt, auch sehr gering sein musste, so konnte sie doch zur Uebertragung der Vererbungstendenzen vollkommen genügen. Denn mit vollem Recht haben später Nägeli und Pflüger geltend gemacht, dass die Menge dieser Vererbungssubstanz sehr klein sein muss, weil die gleich starke Vererbung vom Vater wie von der Mutter aus zu der Annahme zwingen, dass sie nahezu gleich ist bei der weiblichen und männlichen Keimzelle.

Ich selbst war — ohne mich übrigens öffentlich darüber auszusprechen — besonders desshalb geneigt, auch der Zellsubstanz eine grössere Bedeutung beim Befruchtungsprocess zuzuschreiben, weil mich meine Untersuchungen an Daphniden gelehrt hatten, dass eine Thierart grosse Samenzellen mit mächtigem Zellkörper hervorbringt, sobald die Oekonomie ihres Organismus dies erlaubt. Alle Daphniden mit innerer Befruchtung, deren Samenzellen unmittelbar auf das zu befruchtende Ei entleert werden, bringen solche grosse Samenzellen in geringer Zahl hervor (Sida, Polyphemus, Bythotrephes), während alle Arten mit äusserer Befruchtung (Daphninae, Lynceinae) sehr kleine Samenzellen besitzen, dafür aber ungeheure Massen davon produciren, so dass dadurch die geringe Aussicht der einzelnen Zelle, ein Ei zu erreichen, ausgeglichen wird. Es werden also um so mehr Samenzellen hervorgebracht, je geringer die Aussicht der einzelnen Zelle ist, das

---

[1]) Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie, deutsch von Vetter, Bd. I, p. 81.

Ziel, die Eizelle, zu erreichen, und die Folge der Vermehrung der Samenzelle ist ihre Verkleinerung. Warum aber mussten die Samenzellen der Arten mit sicherer Befruchtung so gross bleiben, oder es werden? Der Gedanke, dass irgend ein Vortheil dadurch erreicht werde, der bei den andern aufgegeben werden musste, lag nahe, wenn ein solcher auch möglicherweise nur in einer grösseren Begünstigung der Entwicklung des befruchteten Eies, nicht in einer Vermehrung der eigentlich befruchtenden Substanz vermuthet werden konnte. Jetzt wird man freilich geneigt sein, diesen Vortheil in noch mehr secundären Verhältnissen zu erblicken, allein damals war man durch die vorliegenden Thatsachen noch nicht berechtigt, die Befruchtung nur als Kerncopulation zu bezeichnen, und M. Nussbaum[1]) gab ganz richtig den Stand unsres Wissens wieder, wenn er den Befruchtungsakt „in der Vereinigung der identischen Theile zweier homologer Zellen“ erblickte.

Die erste Thatsache, welche bestimmt darauf hinwies, dass der Zellkörper der Keimzellen keinen Antheil an der Uebertragung der Vererbungstendenzen hat, war die von Pflüger gemachte Entdeckung der „Isotropie“ des Eies. Pflüger zeigte, dass die ersten Furchungserscheinungen an verschiednen Theilen des Eikörpers hervorgerufen werden können, wenn man das Ei dauernd aus seiner natürlichen Lage bringt. Es war damit der wichtige Beweis geliefert, dass der Zellkörper des Eies aus gleichartigen Theilen besteht, dass nicht bestimmte Theile oder Organe des Embryos in bestimmten Theilen des Eikörpers potentia enthalten sind, so dass sie nur aus dieser und nicht aus irgend einer andern Portion des Eies hervorgehen könnten. Pflüger irrte nun allerdings in der weiteren Deutung dieses Ergebnisses, wenn er daraus schloss, dass „das befruchtete Ei gar keine wesentliche Beziehung zu der späteren Organisation des Thieres“ besitze, und dass es nur die Wiederkehr „derselben äusseren Bedingungen“ sei, welche es mit sich bringe, „dass aus dem

[1]) Arch. f. mikr. Anat. Bd. 23, p. 182, 1884.

Keime immer dasselbe entsteht". Es war zunächst die Schwerkraft, deren Einfluss er für den Aufbau des Embryos für bestimmend hielt; er übersah, dass die Thatsache der Isotropie nur auf den Eikörper bezogen werden durfte, dass aber ausser dem Zellkörper des Eies noch der Zellkern da ist. Die Möglichkeit eines entscheidenden Einflusses des Zellkerns war ausser Acht geblieben. Erst Born[1]) wies nach, dass bei Eiern, die sich in Zwangslage befinden, eine Verlagerung des Kerns eintritt und deutete darauf hin, dass im Kern das richtende und in erster Linie bestimmende Princip für die Embryonalbildung liegen müsse, und Roux[2]) zeigte, dass auch bei Aufhebung der Wirkung der Schwere die Entwicklung völlig normal verläuft und schloss daraus, dass das „befruchtete Ei alle zur normalen Entwicklung nöthigen gestaltenden Kräfte in sich selber trägt". O. Hertwig[3]) endlich stellte durch Beobachtungen an Seeigel-Eiern fest, dass bei diesen die Schwerkraft gar keine richtende Wirkung auf die Zelltheilung ausübt, dass aber die Stellung der ersten Kernspindel darüber entscheidet, „in welcher Richtung später die Eikugel durch die Furchungsebene halbirt wird". Damit war freilich immer noch nicht erwiesen, dass die Befruchtung lediglich eine Kerncopulation sei.

Einen weiteren und bedeutenden Schritt vorwärts führten erst die Beobachtungen E. van Beneden's[4]) über die Befruchtung von Ascaris megalocephala. Auch sie schlossen zwar nicht, ebenso wenig wie die kurz vorhergegangenen Untersuchungen Nussbaum's[5]) über dasselbe Object, eine Antheilnahme des Zellkörpers der Samenzelle an dem eigentlichen

---

[1]) Born, „Biol. Untersuch." I, Arch. mikr. Anat., Bd. 24.

[2]) Roux, „Beiträge z. Entwicklungsmech. des Embryo". 1884.

[3]) O. Hertwig, „Welchen Einfluss übt die Schwerkraft" etc.? Jena 1884.

[4]) E. van Beneden, „Recherches sur la maturation de l'oeuf", etc. 1883.

[5]) M. Nussbaum, „Ueber die Veränderung der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung". Arch. mikr. Anat. 1884.

Befruchtungsvorgang geradezu aus, aber die Thatsache, dass die Kerne von Ei- und Samenzelle nicht etwa regellos mit einander verschmelzen, sondern dass ihre Kernschleifen sich zu zwei und zwei regelmässig einander gegenüberlagern und so einen neuen Kern, den Furchungskern, bilden, gaben doch einen weiteren deutlichen Hinweis darauf, dass die organisirte Kernsubstanz der alleinige Träger der Vererbungstendenzen ist, dass also in der That die Befruchtung auf einer Kernverbindung beruhe. Van Beneden selbst zog freilich diese Consequenzen nicht; er war beherrscht von der Idee, dass die Befruchtung auf der Vereinigung zweier sexuell differenzirter Kerne, oder vielmehr Halbkerne beruhe, des Pronucleus femelle und des Pronucleus mâle, dass auf diese Weise erst ein wirklicher, voller Ganzkern entstehe, der nun natürlich zwittriger Natur sein musste, und dass im Verlauf der weiteren Ontogenese das Wesentliche darin bestehe, dass bei jeder weiteren Kern- und Zelltheilung sich diese zwittrige Natur des Kerns erhalte durch Theilung der Kernschleifen des Mutterkerns in der Längsrichtung, also durch gleichmässige Vertheilung der männlichen und weiblichen Kernschleifen auf die beiden Tochterkerne. Van Beneden hat aber unzweifelhaft das grosse Verdienst, die thatsächliche Basis geliefert zu haben, auf welcher sich eine wissenschaftliche Theorie der Vererbung aufbauen liess; man brauchte blos anstatt männlicher und weiblicher Vorkern zu sagen: Kernsubstanz des mütterlichen und des väterlichen Individuums, so war die richtige Basis für ein weiteres Vordringen gefunden. Diesen Schritt that Strasburger, indem er zugleich einen Fall nachwies, in welchem nur der Kern der männlichen Keimzelle bis zur Eizelle gelangt, nicht aber auch ihr Zellkörper. Es glückte ihm, den lange Zeit räthselhaft gebliebenen Befruchtungsprocess der Phanerogamen aufzuklären und nachzuweisen, dass der Kern der Samenzelle (des Pollenschlauchs) in den „Embryosack“ eindringt, um sich dort mit dem Kern der Eizelle zu conjugiren; er gewann aber zugleich die Ueberzeugung, dass der Zellkörper der Samen-

zelle nicht in den „Embryosack" mit überwandert, so dass also die Befruchtung hier wirklich nur auf Kerncopulation beruhen kann[1]).

Somit kann also nur die Kernsubstanz Träger der Vererbungstendenzen sein, und die von van Beneden bei Ascaris gefundenen Thatsachen machen es sehr anschaulich, wie diese Kernsubstanz nicht nur die Wachsthumstendenzen der Eltern, sondern zugleich die einer überaus grossen Zahl von Vorfahren mit enthalten können. Jeder der beiden Kerne, welche sich bei der Befruchtung vereinigen, muss das Keim-Nucleoplasma der beiden Eltern mit enthalten, von welchen diese Generation abstammt, dieses aber enthielt und enthält noch das Nucleoplasma der grosselterlichen Keimzellen, sowie das der Urgrosseltern und so fort. Und zwar muss das Nucleoplasma der verschiedenen Generationen nach Maassgabe ihrer zeitlichen Entfernung in immer geringerem Verhältniss darin enthalten sein nach derselben Rechnung, welche die Züchter bisher bei der Kreuzung von Rassen anwandten, um den Bruchtheil edeln „Blutes" zu bestimmen, der in irgend einem Nachkommen enthalten sei; während das Keimplasma des Vaters oder der Mutter die Hälfte des kindlichen Keimzellenkerns ausmacht, beträgt das des Grossvaters darin nur $^1/_4$, das der zehnten Generation rückwärts nur $^1/_{1024}$ u. s. w.[2]). Dennoch kann letzteres sich bei dem Aufbau des kindlichen Organismus noch recht wohl geltend machen, ja die Erscheinungen des Rückschlags beweisen, dass das Keimplasma von Vorfahren, die Tausende von Generationen zurückliegen,

---

[1]) Eduard Strasburger, „Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung". Jena 1884.

[2]) Diese Rechnungsweise, so allgemein sie auch angenommen wird, ist nicht richtig, wie besonders aus dem letzten dieser Aufsätze hervorgehen wird; die Vererbungssubstanz der Eltern ist allerdings zu gleichen Theilen in der Eizelle des Kindes enthalten, nicht aber diejenigen der weiter zurückliegenden Vorfahren. Für die hier angestellten Betrachtungen ist dies aber ohne Bedeutung. W. 1892.

sich gelegentlich wieder geltend machen kann, indem plötzlich längst verlorene Charaktere wieder zu Tage kommen. Wenn wir auch noch nicht genauer zu sagen im Stande sind, durch welche Einzelvorgänge dies geschieht und unter welchen Umständen es geschehen muss, so sehen wir doch jetzt wenigstens im Allgemeinen ein, wie es überhaupt möglich ist, da ja auch eine sehr geringe Menge eines specifischen Keimplasmas die bestimmte Tendenz zum Aufbau eines bestimmten Organismus enthält und sie zur Geltung bringen muss, sobald dasselbe aus irgend einem Grunde vor den andern in den Kernen enthaltenen Plasmaarten in der Ernährung bevorzugt wird. Es wird sich dann stärker vermehren als diese andern, und es darf wohl angenommen werden, dass das Ueberwiegen einer Kernplasma-Art, der Masse nach, auch seine Herrschaft über den Zellkörper bedingt.

In ähnlicher Weise hat schon Strasburger, gestützt auf van Beneden's Beobachtungen, aber im Gegensatz zu dessen Auffassung den Vererbungsvorgang entwickelt, und ich schliesse mich insoweit seiner Ansicht an. Das Wesen der Vererbung beruht auf der Uebertragung einer Kernsubstanz von specifischer Molekülarstructur; das specifische Nucleoplasma der Keimzelle ist das, was ich bisher „Keimplasma“ nannte.

Zu diesem Schluss ist auch O. Hertwig[1]) gelangt, der ja schon von früher her den wesentlichsten Theil des Befruchtungsvorgangs in der Kerncopulation gesehen hatte, und der nun durch die soeben kurz vorgeführten, inzwischen neu angesammelten Thatsachen seine alte Ansicht erwiesen glaubt.

So vollkommen ich aber auch in diesem Hauptpunkt mit ihm übereinstimme, so kann ich doch nicht gleicher Meinung sein, wenn er den von Nägeli geschaffenen Begriff des „Idioplasmas“ mit dem Kernplasma der Keimzelle identificirt. Gewiss fällt dieses „Keimplasma“ — wenn ich den

---

[1]) O. Hertwig, „Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies“. Jena 1885.

Ausdruck der Kürze halber beibehalten darf — unter den Begriff des Nägeli'schen Idioplasmas. Nägeli ist sogar bei der Bildung desselben von den Keimzellen ausgegangen, allein sein Idioplasma, wenn wir es als Kernplasma auffassen, ist keineswegs blos das Kernplasma der Keimzelle, sondern es umfasst auch die Kernplasmen aller Zellen des gesammten Organismus; erst die Gesammtheit aller dieser Kernplasmen macht das Idioplasma Nägeli's aus.

Das Idioplasma bildet nach Nägeli ein Netz, welches sich durch den ganzen Körper hin erstreckt und eben die specifische, das Wesen desselben bestimmende molekülare Grundlage darstellt. Wenn nun auch der letztere und allgemeinere Theil dieser Vorstellung gewiss richtig ist, und wenn es sicherlich als eine bedeutende That bezeichnet werden darf, den Begriff des Idioplasmas in diesem allgemeinen Sinn als die bestimmende molekülare Grundlage des Organismus im Gegensatz gegen das „Nährplasma" zuerst aufgestellt zu haben, so wird man doch die speciellere Ausführung, in welcher sich Nägeli sein Idioplasma dachte, schon heute nicht mehr festhalten können. Vor Allem bildet dasselbe kein unmittelbar zusammenhängendes Netzwerk durch den ganzen Körper hindurch, und dann ist es überhaupt nicht eine einzige Substanz von gleicher Beschaffenheit, die den ganzen Organismus durchsetzt, sondern jede besondere Zellenart des Körpers muss ihr specifisches, das Wesen derselben bestimmendes Idioplasma oder Kernplasma enthalten; es gibt also in jedem Organismus eine Menge verschiedner Idioplasmaarten. Insoweit also wäre es ganz gerechtfertigt, das Idioplasma allgemein als Kernplasma zu bezeichnen und umgekehrt das bestimmende Kernplasma jeder beliebigen Zelle als Idioplasma.

Dass die ersterwähnte Vorstellung, das Idioplasma bilde ein zusammenhängendes Netzwerk durch den ganzen Organismus, nicht haltbar ist, ergibt sich von selbst, sobald dasselbe in den Kernen und nicht im Zellkörper seinen Sitz hat. Möchten auch überall die Zellkörper durch feine Ausläufer

zusammenhängen, wie dies von Leydig und Heitzmann für manche thierische, von den Botanikern für manche pflanzliche Zellen nachgewiesen ist, so würden dieselben doch kein Idioplasmanetz darstellen, sondern ein Netz von „Nährplasma", d. h. von derjenigen Substanz des Körpers, welche nach Nägeli grade den Gegensatz zum Idioplasma bildet. Strasburger spricht freilich bereits von einem „Cyto-Idioplasma", und gewiss hat ja auch der Zellkörper häufig ein specifisches Gepräge, aber wir müssen doch jetzt annehmen, dass ihm dasselbe von dem beherrschenden Kern aufgeprägt wird, d. h. dass die Richtung, in welcher seine Substanz im Lauf der Embryogenese sich differenzirt, durch die Qualität der Kernsubstanz bedingt wird. Insofern also entspricht die bestimmende Kernsubstanz allein dem „Idioplasma", die Zellkörpersubstanz aber muss dem „Nährplasma" Nägeli's beigeordnet werden. Jedenfalls wird es praktisch sein, die Bezeichnung Idioplasma durchaus auf die bestimmende Kernsubstanz zu beschränken, falls wir uns überhaupt diesen glücklich gewählten Ausdruck und Begriff erhalten wollen.

Aber auch in dem zweiten Punkt ist die Nägeli'sche Vorstellung vom Idioplasma unhaltbar. Dasselbe kann unmöglich überall im Organismus und zu allen Zeiten der Ontogenese dieselbe Beschaffenheit haben, wie sollte es sonst die grossen Verschiedenheiten in der Bildung der Theile des Organismus bewirken können? Nägeli scheint nun freilich an manchen Stellen seines Buches auch dieser Ansicht zu sein; so auf p. 31, wo es heisst, es sei „das Zweckmässigste, das Idioplasma verschiedener Zellen eines Individuums, wenn auch nur als Symbol, als verschieden zu bezeichnen, insofern es eigenthümliche Produktionsfähigkeit besitzt, und darunter auch alle die Umstände im Individuum zu begreifen, die auf das bezügliche Verhalten der Zellen Einfluss haben". Aus den vorhergehenden Stellen (p. 30) und aus später folgenden geht aber klar hervor, dass er diese „Veränderungen" des Idioplasmas nicht „in materieller

Beziehung“ versteht, sondern nur in „dynamischer“. Auf S. 53 spricht er es mit besonderem Nachdruck aus, „dass das Idioplasma überall im Organismus, indem es sich vermehrt, seine specifische Beschaffenheit beibehält“ und nur „innerhalb dieses festen Rahmens seine Spannungs- und Bewegungszustände und durch dieselben die nach Zeit und Ort möglichen Formen des Wachsthums und der Wirksamkeit wechselt.“ Gegen eine solche Auffassung lassen sich aber gewichtige Gründe geltend machen. Zunächst will ich nur erwähnen, dass doch erst gezeigt werden müsste, was man sich nun eigentlich unter diesen „verschiednen Spannungs- und Bewegungszuständen“ zu denken habe und wieso blosse Spannungs-Verschiedenheiten ebenso mannigfaltig wirken können, wie Verschiedenheiten der Qualität. Wenn man die Behauptung aufstellte, bei den Daphniden, oder bei andern Thieren, welche zweierlei Eier hervorbringen, beruhe die Eigenschaft der Wintereier, sich nur nach einer Latenzperiode zu entwickeln, darauf, dass ihr Idioplasma zwar identisch mit dem der Sommereier sei, aber sich in einem andern Spannungszustand befinde, so würde ich dies für eine wohl zu beachtende Hypothese halten, denn die Thiere, welche aus den Eiern entstehen, sind in beiden Fällen ganz gleich, das Idioplasma, welches ihre Bildung veranlasste, muss also seiner Beschaffenheit nach gleich sein, es mag sich vielleicht nur etwa so unterscheiden, wie sich Wasser von Eis unterscheidet. Ganz anders aber liegt der Fall bei den Stadien der Ontogenese. Wenn man bedenkt, wie viele tausenderlei verschiedene Spannungszustände ein und dasselbe Idioplasma eingehen müsste, um den tausenderlei verschiedenen Bildungen und Zelldifferenzirungen eines höheren Organismus zu entsprechen, so würde es wohl kaum möglich sein, eine auch nur ungefähre Vorstellung davon zu geben, wie man hier mit blossen „Spannungs- und Bewegungszuständen“ ausreichen wollte. Weiter aber sollten doch auch die Unterschiede der Wirkungen denen der Ursachen einigermaassen entsprechen, und dann sollte wohl das Idioplasma z. B. einer Muskelzelle

sich stärker von dem einer Nerven- oder Verdauungszelle desselben Individuums unterscheiden, als das Idioplasma der Keimzelle eines bestimmten Individuums von dem eines andern derselben Art, und doch müssen auch nach Nägeli diese beiden Letzteren als qualitativ verschieden angenommen werden; warum nun also nicht um so viel mehr die Idioplasmen jener histologisch so weit differirenden Zellen?

Gradezu aber als ein Widerspruch mit sich selbst erscheint die Nägeli'sche Annahme, wenn man bedenkt, dass er das „biogenetische Grundgesetz" anerkennt, in den Stadien der Ontogenese somit also eine abgekürzte Wiederholung der phyletischen Entwicklungsstadien sieht, und nun doch die einen aus einem andern Princip erklärt, als die andern. Die Stadien der Phylogenese beruhen nach Nägeli auf wirklicher, qualitativer Verschiedenheit des Idioplasmas, das Keimplasma also z. B. eines Wurms ist qualitativ verschieden von dem des Amphioxus oder des Frosches oder Säugethiers. Wenn aber derartige phyletische Stadien in der Ontogenese einer einzigen Art zusammengedrängt vorkommen, sollen sie nur auf verschiednen „Spannungs- und Bewegungszuständen" ein und desselben Idioplasmas beruhen! Ich gestehe, mir scheint es ein zwingender Schluss, dass wenn überhaupt das Idioplasma im Laufe der phyletischen Entwicklung seine specifische Beschaffenheit allmälig ändert, diese Veränderungen auch in der Ontogenese durchlaufen werden müssen, soweit dieselbe phyletische Stadien wiederholt. Entweder beruht auch die ganze phyletische Entwicklung blos auf „verschiednen Spannungs- und Bewegungszuständen", oder, wenn dies, wie ich allerdings glaube, nicht denkbar ist, müssen auch die Stadien der Ontogenese auf einer qualitativen Veränderung des Idioplasmas beruhen.

Man fragt sich unwillkürlich, wie ein so scharfsinniger Denker, wie Nägeli, dazu kommt, einen solchen Widerspruch nicht zu sehen, aber die Antwort liegt nicht weit, und Nägeli selbst deutet sie an, wenn er auf den oben citirten Satz weiter sagt: „Daraus folgt, dass wenn in irgend einem ontogenetischen

Entwicklungsstadium und an irgend einer Stelle des Organismus eine Zelle sich als Keimzelle ablöst, dieselbe alle erblichen Anlagen des elterlichen Individuums enthält." Mit andern Worten: wenn es sich blos um verschiedene Spannungs- und Bewegungszustände handelt, so scheint es gewissermaassen selbstverständlich, dass das Idioplasma auch wieder seinen ursprünglichen Zustand annehmen, dass das Idioplasma irgend welcher Körperzellen wieder zum Idioplasma der Keimzelle werden kann; die grössere „Spannung" braucht ja blos wieder eine geringere zu werden, oder umgekehrt! Nimmt man aber eine wirkliche Veränderung der Beschaffenheit an, dann erscheint eine Rückverwandlung des Idioplasmas der Körperzellen zu Keimplasma nichts weniger als selbstverständlich, und wer sie annehmen will, muss seine Annahme zuerst begründen. Dieser Begründung weicht Nägeli aus, indem er die Umwandlungsstufen des Idioplasmas in der Ontogenese als blosse Verschiedenheiten in den „Spannungs- und Bewegungszuständen" des Idioplasmas bezeichnet; diese Ausdrücke verdecken den schwachen Punkt in seinem System, sie sind mir ein werthvoller Beweis dafür, dass auch Nägeli im Grunde doch gefühlt hat, dass die Vererbungserscheinung ihre Erklärung nur auf Grund einer Continuität des Keimplasmas finden kann, denn sie sind offenbar nur dazu geeignet, die Frage zu verschleiern: wie aber kann sich das Idioplasma von Körperzellen wieder zum Idioplasma von Keimzellen umwandeln?

Ich bin der Ansicht, dass es dies überhaupt nicht kann, und habe diese Meinung schon seit einigen Jahren vertreten [1]), wenn ich auch bisher mehr die positive Seite der Sache betonte, nämlich die Continuität des Keimplasmas. Ich suchte nachzuweisen, dass Keimzellen sich nur dadurch in einem Organismus bilden, dass Keimplasma von der vorigen Generation her in diese herübergenommen wird, dass bei der

---

[1]) Zuerst in dem Aufsatz I.

Entwicklung eines Eies zum Thier stets ein, wenn auch kleiner Theil der Keimsubstanz unverändert in den sich bildenden Organismus übergeht, und dass dieser die Grundlage zur Bildung der Keimzellen darstellt. Auf diese Weise ist es bis zu einem gewissen Grad begreiflich, wie die complicirte Molekülarstructur des Keimplasmas sich bis in die feinsten Einzelheiten hinein durch lange Generationsfolgen hindurch unverändert erhalten kann.

Wie aber sollte das geschehen können, wenn das Keimplasma in jedem Individuum sich durch Umwandlung somatischen Idioplasmas bilden müsste? Und doch wird man zu dieser Annahme gezwungen, sobald man die „Continuität des Keimplasmas" verwirft. Auf diesem Standpunkte steht Strasburger, und es würde nun zunächst zu untersuchen sein, wie sich die Dinge unter seinen Gesichtspunkten gestalten.

Vollkommen in Uebereinstimmung befinde ich mich mit Strasburger, wenn er „die specifischen Eigenschaften der Organismen in den Zellkernen begründet" sieht, und auch seinen Vorstellungen über die Beziehungen zwischen Zellkern und Zellkörper kann ich mich in vielen Punkten anschliessen[1]: „vom Zellkern aus pflanzen sich auf das umgebende Cytoplasma molekülare Erregungen fort, welche einerseits die Vorgänge des Stoffwechsels in der Zelle beherrschen, andrerseits dem durch die Ernährung bedingten Wachsthum des Cytoplasma einen bestimmten, der Species eignen Charakter geben." „Das nutritive Cytoplasma assimilirt, der Zellkern beherrscht den Stoffwechsel, wodurch die assimilirten Substanzen eine bestimmte Zusammensetzung erhalten und das Cyto-Idioplasma, sowie das Nucleo-Idioplasma in bestimmter Weise ernähren. Dadurch tritt das Cytoplasma in Gestaltungsvorgänge ein, welche die specifische Form des betreffenden

---

[1]) Die angeführten Vorstellungen Strasburger's über die Art und Weise, wie die Kernsubstanz auf den Zellkörper wirkt, halte ich heute nicht mehr für richtig; vergl. mein Buch: „Das Keimplasma, eine Vererbungstheorie". Jena 1892.

Organismus bedingen. Diese Formgestaltung des Cyto-Idioplasmas steht unter dem regulirenden Einfluss der Zellkerne." Die Zellkerne sind es also, „welche die specifische Entwicklungsrichtung in den Organismen bestimmen".

Eine entschiedene und werthvolle Bestätigung dieser aus den neuen Beobachtungen über die Befruchtung gewonnenen Ansicht, dass die Kerne es sind, welche der Zelle ihren specifischen Stempel aufdrücken, haben inzwischen die Versuche über Regeneration der Infusorien geliefert, welche gleichzeitig von M. Nussbaum[1]) in Bonn und von A. Gruber[2]) auf dem hiesigen zoologischen Institut angestellt wurden. Die Angabe von Nussbaum, dass ein künstliches Theilstück von Paramaecium, welches keine Kernsubstanz enthält, sofort abstirbt, darf zwar nicht verallgemeinert werden, da Gruber solche kernlose Stücke andrer Infusorien einige Tage am Leben erhielt. Ueberdies war ja durch ihn bekannt, dass auch ganz lebensfrische Individuen von Protozoen vorkommen, die den der Art sonst zukommenden Kern nicht besitzen. Was aber die Bedeutung des Kerns klar legt, das ist die von beiden Autoren festgestellte Thatsache, dass solche kernlose, künstliche Theilstücke eines Infusoriums sich nicht wieder regeneriren, während dies kernhaltige Stücke immer thun. Also nur unter dem Einfluss des Kerns nimmt die umzubildende Zellsubstanz wieder den vollen Arttypus an. Wir stehen somit mit dieser Auffassung des Kerns, als des bestimmenden Factors des specifischen Wesens der Zelle auf einem von allen Seiten her gesicherten Boden, von dem aus sich wohl weiter vordringen lässt.

Wenn nun also der erste Furchungskern die gesammten ererbten Entwicklungstendenzen des neu zu bildenden Individuums in seiner Molekülarstructur enthält, so kann dieses

[1]) M. Nussbaum, Sitzungsber. niederrhein. Ges. f. Natur- und Heilkunde, 15. Decbr. 1884.

[2]) A. Gruber, Biol. Centralblatt Bd. IV, Nr. 23 u. V, Nr. 5.

doch nur dadurch wirklich sich entwickeln, dass während der Furchung und den ihr nachfolgenden Zelltheilungen das Nucleoplasma bestimmte und verschiedenartige Veränderungen eingeht, die eine Ungleichheit der betreffenden Zellen zur Folge haben müssen; denn identisches Nucleoplasma bedingt ceteris paribus auch identische Zellkörper und umgekehrt, die Thatsache also, dass der Embryo in der einen Richtung stärker wächst als in der andern, dass seine Zellschichten von ganz verschiedner Natur sind und sich noch später zu verschiednen Organen und Geweben differenziren, verlangt den Rückschluss, dass auch die Kernsubstanz verschieden geworden ist, dass sie sich also in regelmässiger, gesetzmässiger Weise während der Ontogenese verändert. Das ist denn auch Strasburger's Ansicht, überhaupt muss es heute die Ansicht eines Jeden sein, der die Entwicklung der Anlagen nicht aus vorgebildeten Keimchen, sondern aus dem molekülaren Bau des Keimplasmas herleitet.

In welcher Weise und durch welche Kräfte ändert sich aber das bestimmende Plasma oder Nucleoplasma im Laufe der Ontogenese? Das ist die bedeutungsvolle Frage, von deren Beantwortung die weiteren Folgerungen abhängen. Die einfachste Annahme wäre die, dass sich bei jeder Kerntheilung das specifische Plasma des Kerns in zwei ihrem Wesen nach ungleiche Hälften theilte, so dass dann auch der Zellkörper, dessen Charakter ja durch den Kern bestimmt wird, umgeprägt würde. So würden z. B. die zwei ersten Furchungskugeln bei irgend einem Metazoon sich so verändern, dass die eine nur die Vererbungstendenzen des Entoderms, die andre die des Ektoderms enthielte und dass später also — wie dies ja thatsächlich vorkommt — aus der einen nur die Zellen des Entoderms, aus der andern nur die des Ektoderms hervorgingen. Im Laufe der weiteren Theilungen würde dann die Urektodermzelle ihr Kernplasma wieder ungleich theilen, z. B. in das die erblichen Anlagen des Nervensystems enthaltende und in das die Anlagen der äussern Haut enthaltende Kernplasma. Aber auch damit wäre

das Ende der ungleichen Kerntheilungen noch lange nicht erreicht, sondern in der Anlage des Nervensystems sonderten sich im Laufe weiterer Zelltheilungen die Kernsubstanzen, welche die Vererbungstendenzen der Sinnesorgane enthalten, von denjenigen, welche die Vererbungstendenzen der Centralorgane enthalten u. s. f. bis zur Anlage aller einzelnen Organe und der Ausbildung der feinsten histologischen Differenzirungen. Das Alles ginge vor sich in völlig gesetzmässiger Weise, genau so, wie es bei einer sehr langen Reihe von Vorfahren auch gegangen ist, und das Bestimmende und Richtende dabei wäre einzig und allein die Kernsubstanz, das Kernplasma, welches in der Keimzelle eine solche Molekülarstructur besässe, dass mit Nothwendigkeit alle andern Folgezustände der Molekülarstructur der nachfolgenden Stadien der Kernsubstanzen daraus hervorgehen müssten, sobald die dafür erforderlichen äussern Bedingungen gegeben sind. Das ist ja auch nichts weiter als die Vorstellung von der ontogenetischen Entwicklung, welche auch bisher jeder nicht „evolutionistische" Embryolog gehabt hat — nur mit Verlegung des bewirkenden Kraftcentrum in die Kernsubstanz.

Einer solchen Auffassung stehen aber — so scheint es — die Erfahrungen, welche man bei der indirekten Kerntheilung gemacht hat, entgegen, denn diese lehren, dass jede Mutter-Kernschleife der sog. „Kernplatte" ihre Substanz der Länge nach spaltet, und dass dabei die einzelnen färb- und sichtbaren Theilstücke der Schleife genau in zwei gleiche Hälften getheilt werden. Jeder Tochterkern erhält auf diese Weise gleichviel davon, und die beiden aus einer Kerntheilung hervorgehenden Tochterkerne können also — so scheint es — nicht verschieden, sie müssen vollkommen identisch sein. So schliesst wenigstens Strasburger und betrachtet diese Identität der beiden Tochterkerne als eine fundamentale Thatsache, an der nicht weiter zu rütteln ist, der man vielmehr seine Erklärungsversuche anzupassen hat. Wie soll aber dann die allmälige Umwandlung der Kernsubstanzen zu Stande kommen, die doch nothwendig statt-

finden muss, wenn die Kernsubstanz wirklich das Bestimmende bei der Entwicklung ist? Strasburger sucht sich damit zu helfen, dass er die Ungleichheiten der Tochterkerne, die ja auch er nothwendigerweise annehmen muss, aus ungleicher Ernährung hervorgehen, sie also erst nachträglich entstehen lässt, nachdem die Theilung von Kern und Zelle bereits erfolgt ist. Dagegen ist aber einzuwenden, dass — wie Strasburger selbst gewiss völlig einwurfsfrei darlegt — der Kern vom Zellkörper ernährt wird, dass somit die Zellkörper der beiden identischen Tochterkerne von vornherein verschieden sein müssen, wenn ihre Zellkerne in verschiedner Weise beeinflussen sollen. Wenn nun aber der Kern das Wesen der Zelle bestimmt, so können zwei identische, aus einer Mutterzelle durch Theilung entstandne Tochterkerne keine ungleichen Zellkörper haben, ihre Zellkörper müssen vielmehr gleich sein! — Da nun aber thatsächlich die Zellkörper zweier Tochterzellen häufig sehr verschieden in Grösse, Aussehen und weiteren Entwicklungsstufen sind, so geht schon allein daraus hervor, dass die Kerntheilung in solchen Fällen eine ungleiche sein muss. Der Kern muss die Fähigkeit besitzen, sich hier in Kernsubstanzen von verschiedner Qualität zu spalten — das scheint mir ein unabweislicher Schluss. Strasburger hat hier wohl die Sicherheit der Beobachtung überschätzt. Gewiss ist die von Flemming entdeckte, von Balbiani und Pfitzner weiter analysirte Längsspaltung der Kernschleifen eine Thatsache von grosser, ja gradezu fundamentaler Bedeutung, die besonders durch die in vorigem Jahr nachfolgenden Beobachtungen van Beneden's über den Befruchtungsvorgang bei Ascaris einen klareren und bestimmteren Sinn erhalten hat, als man ihr zunächst beilegen konnte. Sie beweist einmal, dass der Kern sich stets in zwei der Masse nach gleiche Theile zerlegt, und weiter, dass bei jeder Kerntheilung gleich viel Kernsubstanz vom Vater wie von der Mutter jedem Tochterkern zukommt; aber sie beweisst, meines Erachtens wenigstens, durchaus nicht, dass dabei die Qualität des elterlichen

Kernplasmas auf beiden Seiten stets die gleiche sein müsse. Freilich sieht es so aus, und wenn wir die Darstellung des günstigsten Objectes, welches bis jetzt dafür bekannt geworden ist, ins Auge fassen, nämlich den Befruchtungsvorgang des Ascaris-Eies, wie ihn van Beneden dargestellt hat, so machen die beiden Längshälften einer Schleife einen fast identischen Eindruck (vergl. z. B. a. a. O. Pl. XIXter Fig. 1, 4 u. 5); allein man darf doch nicht vergessen, dass das, was wir da sehen, nicht die Molekülarstructur des Kernplasmas ist, sondern nur ein im Verhältniss zu ihrer Complicirtheit sehr roher und grober Ausdruck ihrer Massen. Unsere stärksten und besten Linsen reichen grade hin, die Gestalt der einzelnen färbbaren Körner einer zur Theilung sich anschickenden Schleife zu erkennen, sie erscheinen uns kugelähnlich und später nach der Theilung zuerst halbkugelähnlich. Diese Körner, die sog. Mikrosomen, sind aber nach Strasburger nicht einmal die eigentliche wirksame Kernsubstanz, sondern nur Nahrung für die zwischen ihnen gelegene, nicht färbbare und desshalb auch nicht deutlich sichtbare eigentliche Kernsubstanz! Aber seien sie auch das wirkliche Idioplasma, so würde uns doch ihre Theilung in zwei genau gleich grosse Hälften keinerlei Aufschluss über die Gleichheit oder Ungleichheit in der Beschaffenheit dieser beiden Hälften geben, vielmehr nur über das Massenverhältniss derselben. Aufschluss über die Qualität der Molekülarstructur der beiden Hälften können wir nur durch ihre Wirkungen auf den Zellkörper erhalten, und diese lehren uns eben, dass die Körper zweier Tochterzellen häufig der Grösse und Qualität nach verschieden sind.

Der Punkt ist zu wichtig, um ihn nicht noch durch einige Beispiele zu illustriren. Die sog. Richtungskörper, von denen später noch genauer gehandelt werden soll, welche so viele thierische Eier bei ihrer Reifung von sich abschnüren, sind Zellen, wie zuerst Bütschli bei Nematoden nachwies; es ist ein Zelltheilungsprocess, der mit einer gewöhnlichen

indirekten Kerntheilung meist[1]) von ganz typischer Form einhergeht. Wer trotz der Beobachtungen von Fol und Hertwig daran zweifeln möchte, den könnte ein Blick auf die leider zu wenig bekannten Abbildungen überzeugen, welche Trinchese[2]) von diesem Process bei den Eiern gewisser Nacktschnecken gegeben hat. Die Eier z. B. von Amphorina coerulea bieten der Beobachtung ausserordentlich günstige Verhältnisse, indem sie nicht nur ganz durchsichtig sind, sondern auch der grosse und deutliche Eikern sich durch Farbenunterschied vom grünen Zellplasma abhebt. Bei diesen Eiern nun bilden sich zwei Richtungszellen hinter einander, deren jede sich sofort noch einmal theilt, so dass dann vier Richtungszellen dem Eipol aufliegen. Warum gehen nun diese vier Zellen zu Grunde, während der im Dotter zurückbleibende Eikern sich mit dem Spermakern copulirt und mit Benutzung des Eikörpers zum Embryo wird? Offenbar doch desshalb, weil die Natur der Richtungszelle eine andre ist als die der Eizelle. Da nun aber das Wesen der Zelle durch die Qualität des Kerns bestimmt wird, so muss diese Qualität vom Moment der Kerntheilung an verschieden sein. Das zeigt sich ja auch schon darin, dass überzählig ins Ei eingedrungene Spermazellen sich niemals um die Richtungszellen kümmern. Man könnte etwa in Strasburger's Sinn einwerfen, dass die verschiedne Qualität der Kerne hier durch die sehr verschiedne Menge von Cytoplasma, welches sie umhüllt und ernährt, hervorgerufen werde — aber einestheils muss die Kleinheit des Zellkörpers der meisten Richtungskörper doch einen Grund haben, und dieser Grund kann wieder nur in der Natur des Kerns liegen, und andrerseits ist die Masse des Zellkörpers

[1]) Eine Ausnahme von dem gewöhnlichen Typus macht das Ei von Ascaris nach den Beobachtungen von Nussbaum und von van Beneden; doch geht Letzterer wohl zu weit, wenn er aus der geknickten Figur der Richtungsspindel schliesst, dass es sich hier um einen von der gewöhnlichen Kerntheilung ganz verschiedenen Vorgang handle.

[2]) Trinchese, „I primi momenti dell' evoluzione nei molluschi". Roma 1880.

gerade bei den Richtungskörpern dieser Schnecke nicht nur ebenso gross, sondern eher grösser als die den Eikern umgebende grüne Zellplasmakugel! Die Verschiedenheit der Richtungskörper von der Eizelle kann somit nur darin liegen, dass die Richtungsspindel bei ihrer Theilung zwei qualitativ verschiedne Tochterkerne liefert[1]).

Warum sollten denn auch die Mikrosomen-Kugeln der Kernschleifen — falls diese das Idioplasma wären — sich nicht in der Form und Gestalt nach gleiche, der Qualität nach aber ungleiche Hälften theilen können? Sehen wir doch auch bei manchen Eizellen ganz dasselbe vor sich gehen; die zwei ersten Furchungskugeln des Regenwurm-Eies sind nach Grösse und Gestalt ganz gleich, und dennoch wird aus der einen das Entoderm, aus der andern das Ektoderm des Embryo.

Ich glaube desshalb, dass wir der Annahme nicht entgehen können, dass bei der indirekten Kerntheilung ebensowohl eine Theilung in der Beschaffenheit nach ungleiche, als in gleiche Hälften vorkommen kann, und dass es davon abhängt, ob die dabei entstehenden Tochterzellen von gleicher oder von ungleicher Art sind. Somit wird also während der Ontogenese eine schrittweise Umwandlung der Kernsubstanz, die mit Nothwendigkeit und Gesetzmässigkeit aus ihrer eignen Natur hervorgeht, stattfinden müssen, und ihr parallel laufend werden auch die Zellkörper ihren ursprünglichen Charakter allmälig ändern.

Welcher Art nun diese Veränderungen der Kernsubstanz sind, lässt sich zwar im Genaueren nicht angeben, im Allgemeinen aber ganz wohl erschliessen. Wenn wir mit Nägeli annehmen dürfen, dass die molekülare Structur des Keim-Idioplasmas, oder nach unsrer Ausdrucksweise des „Keim-

---

[1]) So zwingend diese Schlussfolgerung erscheint, so muss sie doch für diesen Fall unrichtig sein, wie aus Aufsatz XII zu ersehen ist. Die Richtungszellen enthalten dieselbe Kernsubstanz, die auch in der Eizelle zurückbleibt. Woher dann die ungleiche Zelltheilung kommt, bleibt räthselhaft. Der allgemeine Satz aber, dass ungleiche Kerntheilung vorkommt, wird dadurch nicht erschüttert. W. 1892.

plasmas" um so complicirter sein muss, je complicirter der Organismus ist, der sich daraus entwickelt, so wird auch der weitere Satz Billigung finden, dass die molekülare Structur der Kernsubstanz um so einfacher sein muss, je weniger differente Gebilde daraus hervorgehen sollen, dass also die Kernsubstanz der vorhin erwähnten, das gesammte Ektoderm potentia in sich enthaltende Furchungszelle des Regenwurms eine verwickeltere Molekülarstructur besitzt, als die Kernsubstanz z. B. einer Epidermiszelle oder Nervenzelle. Man wird dies zugeben, wenn man sich vergegenwärtigt, dass in der molekülaren Structur des Keimplasmas alle Einzelheiten des gesammten Organismus durch irgend eine specielle und eigenthümliche Anordnung der Molekülargruppen (Micelle Nägeli's) enthalten sein müssen, und nicht nur die sämmtlichen quantitativen und qualitativen Charaktere der Art, sondern auch alle individuellen Variationen, soweit dieselben erblich sind. Das Grübchen im Kinn mancher menschlicher Familien, die physische Ursache aller noch so unscheinbaren erblichen Gewohnheiten, die vererbbaren Talente und sonstigen Geistesanlagen, sie alle müssen in der winzigen Quantität von Keimplasma, welches der Kern einer Keimzelle birgt, enthalten sein, — nicht als vorgebildete Anlagen (Keimchen der Pangenesis), wohl aber als Abweichungen in der Molekülarstructur; wäre dies nicht möglich, so könnten auch solche Charaktere nicht vererbt werden. Nun hat uns ja Nägeli in seinem an anregenden Gedankenfolgen überaus reichen Buch gezeigt, dass in der That auch in einem Volumen von einem Tausendstel Kubikmillimeter noch eine so enorme Zahl (400 Millionen) von Micellen angenommen werden dürfen, dass für die verschiedenartigsten und complicirtesten Anordnungen derselben die Möglichkeit gegeben ist. Es muss also das Keimplasma in den Keimzellen eines bestimmten Individuums einer Art durch irgend welche noch so geringfügige Verschiedenheiten seiner Molekülarstructur sich von dem eines andern Individuums unterscheiden, während sich das Keim-

plasma der Art wiederum von dem Keimplasma aller andern Arten unterscheiden muss.

Diese Erwägungen lassen auf eine ausserordentlich hohe Complication der Molekülarstructur des Keimplasmas aller höheren Thiere schliessen, und sie machen es wohl zugleich einleuchtend, dass diese Complication während der Ontogenese schrittweise abnehmen muss, in dem Maasse, als die Anlagen, welche aus einer Zelle noch hervorzugehen haben und deren molekülarer Ausdruck das Kernplasma ist, weniger an Zahl werden. Man wird mir nicht eine Art von Einschachtelungstheorie vorwerfen wollen; ich meine nicht, dass vorgebildete Anlagen im Plasma der Kerne enthalten sind, die nun nach rechts und links hin während des Aufbaues der Organe abgegeben werden, so dass ihrer immer weniger werden im einzelnen Kern, je weiter die Entwicklung voranschreitet; ich meine vielmehr, dass die Complicirtheit der Molekülarstructur abnimmt in dem Maasse, als die Entwicklungsmöglichkeiten, deren Ausdruck die Molekülarstructur des Kerns ist, an Zahl abnehmen. Das Plasma, welches noch zu hundert verschiednen Plasma-Modificationen durch verschiedne Gruppirung seiner Theilchen die Möglichkeit enthält, muss zahlreichere Arten und eine complicirtere Anordnung solcher Theilchen enthalten, als das Kernplasma, welches nur noch den Charakter einer einzigen Zellenart zu bestimmen hat. Zur Noth lässt sich der Vorgang der Kernplasma-Entwicklung während der Ontogenese mit einer Armee vergleichen, die aus mehreren Armeecorps zusammengesetzt ist, von denen jedes wieder seine eigenartigen Divisionen u. s. w. hat. Die ganze Armee ist das Kernplasma der Keimzelle; bei der ersten Zelltheilung, in die Urzelle des Ekto- und des Entoderms etwa, trennen sich die beiden ähnlich zusammengesetzten, aber doch verschiedne Entfaltungsmöglichkeiten enthaltenden Armeecorps, bei den folgenden Theilungen werden die Divisionen detachirt, bei späteren die Brigaden, Regimenter, Bataillone, Compagnien u. s. w., und in dem Maasse, als die Truppenkörper einfacher werden,

verringert sich auch ihr Wirkungskreis, ihre Actionssphäre. Freilich hinkt das Gleichniss nach zwei Seiten, indem einmal nicht die Masse des Kernplasmas abnimmt, sondern nur seine Complication, und indem zweitens die Kraft einer Armee in erster Linie immer von ihrer numerischen Stärke und nicht von der Complicirtheit ihrer Zusammensetzung abhängt. Auch wird man sich nicht vorstellen dürfen, dass bei den ungleichen Kerntheilungen einfach eine Theilung der Molekülarstructur stattfinde, wie das Herausziehen eines Regiments aus der Brigade, sondern die Molekülarstructur des Mittelkerns wird sich so verändern, dass eine oder dass beide Theilhälften eine neue Structur erhalten, die früher noch gar nicht dagewesen war.

Meine Vorstellung von dem Verhalten des Idioplasmas in der Ontogenese unterscheidet sich von der Nägeli's nicht etwa blos darin, dass dieser nur Veränderungen desselben in seinen „Spannungs- und Bewegungszuständen“ zulässt, sondern darin, dass derselbe sich das Idioplasma aus „Anlagen“ zusammengesetzt denkt. Offenbar hängt dies aufs genaueste zusammen mit seiner Vorstellung von der Einheit des Idioplasma-„Netzes“ im ganzen Körper, und er würde vielleicht auch zu einer andern Auffassung gekommen sein, wenn ihm schon die Thatsache vorgelegen hätte, dass das Idioplasma nur in den Kernen zu suchen ist. Seine Auffassung der Ontogenese geht am besten aus folgender Stelle hervor: „Sobald die ontogenetische Entwicklung beginnt, so werden die das erste Entwicklungsstadium bewirkenden Micellreihen im Idioplasma thätig. Das active Wachsthum dieser Reihen veranlasst zwar ein passives Wachsthum der übrigen Reihen, und eine Zunahme des ganzen Idioplasmas vielleicht auf ein Mehrfaches. Aber die beiden Wachsthumsintensitäten sind ungleich, und die Folge davon ist eine steigende Spannung, welche nothwendig und je nach Zahl, Anordnung und Energie der activen Reihen, früher oder später die Fortdauer des Processes zur Unmöglichkeit macht. Actives Wachsthum und Erregung gehen nun in Folge der Gleichgewichtsstörung in

die nächste Anlagegruppe, welche die als Reiz wirkende Spannung am stärksten empfindet, über, und dieser Wechsel wiederholt sich, bis alle Anlagegruppen durchlaufen sind und die ontogenetische Entwicklung mit dem Stadium der Fortpflanzung auch wieder bei dem ursprünglichen Keimstadium anlangt."

Nägeli lässt also die verschiednen Stadien der Ontogenese aus der Thätigkeit bestimmter Parthien des Idioplasmas hervorgehen; bestimmte „Micellreihen des Idioplasmas" stellen die „Anlage" bestimmter Bildungen im Organismus dar, und indem eine solche Anlage in „Erregung" geräth, bringt sie die betreffende Bildung zu Stande. Ich gestehe, dass ich in dieser Vorstellungsweise doch immer noch eine Aehnlichkeit mit der Pangenesistheorie Darwin's sehe; die „Anlagen" und „Anlagengruppen" Nägeli's sind die allerdings ungemein verfeinerten „Keimchen" der Pangenesis, die in Thätigkeit treten, wenn ihre Reihe gekommen ist, wie Darwin sagt, oder wenn sie in „Erregung" gerathen, wie Nägeli sagt. Wenn eine „Anlagengruppe" durch ihr „actives Wachsthum" oder ihre „Erregung ein gleiches actives Wachsthum, oder eine gleiche Erregung in der folgenden Gruppe herbeigeführt hat, so kann die erstere Gruppe mit diesem Uebergang zur Ruhe gelangen, oder sie kann neben ihrem Nachfolger noch längere oder kürzere Zeit thätig bleiben. Ihre Erregung kann selbst eine unbegrenzte Dauer annehmen, wie dies bei der Laubblattsprossbildung vieler Pflanzen der Fall ist."

Man sieht, dass die ganze Vorstellung Nägeli's aufs innigste verwachsen ist mit der Annahme einer Einheit des gesammten Idioplasmas durch den Organismus hindurch. Nur dann kann bald diese, bald jene Parthie des Idioplasmas in Erregung gerathen und nun die ihr entsprechenden Organe zur Ausführung bringen. Sobald wir annehmen müssen, dass das Idioplasma, welches in einem Organismus enthalten ist, nicht ein direkt zusammenhängendes Ganzes darstellt, sondern aus Tausenden einzelner Kernplasmen sich zusammensetzt, welche erst durch Vermittlung der Zellkörper in Beziehung

treten, so müssen wir statt idioplasmatischer „Anlagen“ sagen: „ontogenetische Entwicklungsstufen des Idioplasmas“. Die verschiedenen Varietäten des Nucleoplasmas, wie sie in der Ontogenese entstehen, stellen gewissermaassen solche Anlagen dar, indem sie vermöge ihrer molekülaren Beschaffenheit die Zellkörper, welche sie beherrschen, zu einer specifischen Beschaffenheit bestimmen und ebenso die Kern- und Zellfolgen, welche unter bestimmten Umständen aus ihnen hervorgehen können.

Nur in diesem Sinn könnte ich von Anlagen reden. Sonst aber kann ich mir nicht vorstellen, dass bestimmte Anlagen im Sinne Nägeli's im Idioplasma enthalten sein könnten. Wohl darf man vermuthen, dass z. B. das Idioplasma des Furchungskerns sich nicht sehr stark vom Idioplasma der zweiten ontogenetischen Stufe der beiden folgenden Furchungskerne unterscheiden wird, vielleicht werden nur einzelne „Micellreihen“ verschoben oder irgendwie anders geordnet. Aber die Micellreihen sind desshalb noch nicht die „Anlage“ des zweiten Stadiums gewesen, sondern die zweite ontogenetische Stufe des Idioplasmas unterscheidet sich von der ersten eben durch eine um Weniges verschiedne Configuration der Molekülarstructur. Diese Structur bedingt wiederum unter normalen Entwicklungsverhältnissen die Veränderung zu den verschiedenen Molekülarstructuren des Idioplasmas der dritten Stufe u. s. w.

Man wird meiner oben versuchten Beweisführung, dass das Idioplasma der verschiednen ontogenetischen Stufen eine immer einfachere Molekülarstructur annehmen müsse, vielleicht entgegenhalten, dass sie mit dem biogenetischen Grundgesetz nicht stimme. Die Organisation der Arten hat doch im Laufe der Phylogenese im Ganzen an Complicirtheit ungemein zugenommen; wenn nun in der Ontogenese die phyletischen Stadien durchlaufen werden, so müsste doch — so scheint es — die Structur des Idioplasmas im Laufe der Ontogenese immer verwickelter werden, nicht aber immer einfacher. Dagegen ist aber zu erwägen, dass die Complicirtheit des

ganzen Organismus sich nicht durch die Molekülarstructur des Idioplasmas eines einzelnen Zellkerns darstellt, sondern dass man dazu die Idioplasmen sämmtlicher gleichzeitig vorhandener Zellkerne des Körpers zusammenzählen müsste. Die Keimzellen, d. h. das Keimkern-Idioplasma muss allerdings um so complicirter sein, je complicirter der Organismus ist, der daraus hervorgehen soll, die einzelnen Kernplasmen der ontogenetischen Stufen aber können relativ viel einfacher sein, ohne dass dadurch das gesammte Idioplasma des ganzen Organismus an Complication verlöre, weil eben nur alle Kernplasmen zusammengerechnet den Ausdruck der betreffenden Entwicklungsstufe geben.

Wenn nun also angenommen werden muss, dass der molekülare Bau des Kernplasmas im Laufe der Ontogenese immer einfacher wird, in dem Maasse, als dasselbe immer weniger verschiedne Entfaltungs-Möglichkeiten in sich zu enthalten braucht, so müssen die definitiven Gewebezellen, Muskel-, Nerven-, Sinnes-, Drüsenzellen den relativ einfachsten molekülaren Bau ihres Kernplasmas besitzen, da aus ihnen keine neue Modification von Kernplasma mehr hervorgeht, da vielmehr solche Zellen, wenn sie sich überhaupt fortpflanzen, nur noch ihres Gleichen erzeugen.

Damit bin ich wieder an der Frage angelangt, auf welche es mir vor Allem anzukommen scheint: wie entstehen die Keimzellen im Organismus, wie ist es möglich, dass aus dem Kernplasma der Zellen des Körpers, welches doch durch stete Vereinfachung seiner Molekülarstructur seine Fähigkeit, den ganzen Körper hervorzubringen, längst verloren hat, sich wieder das Kernplasma der Keimzelle hervorbildet mit seiner alle specifischen und individuellen Eigenschaften potentia enthaltenden, unendlich complicirten Molekülarstructur? Ich gestehe, dass mir dies ganz undenkbar vorkommt; ich sehe nicht ein, welche Kraft es zu Wege bringen sollte, das gewissermaassen auf eine einzige Zellart vereinfachte, specialisirte Kernplasma der somatischen Zellen — und aus solchen besteht ja der gesammte Organismus nach

Abrechnung der Fortpflanzungszellen — wieder in das generelle Keimplasma zurückzuverwandeln.

Diese Schwierigkeit ist auch von Andern schon gefühlt worden. Ich habe schon oben auf die Ansicht von Nussbaum[1]) hingewiesen, der von dem Gedanken ausging, dass Zellen, die bereits für eine specielle Function differenzirt sind, nicht wohl zu Geschlechtszellen mehr sich umwandeln können, und daraus dann weiter ableitete, dass die Geschlechtszellen sich „zu einer sehr frühen Zeit — vor jeder histologischen Differenzirung — in der embryonalen Anlage“ von den übrigen Zellen schon absondern müssten. Valaoritis[2]) wurde durch denselben Gedanken, die Umwandlung histologisch differenzirter Zellen zu Geschlechtszellen sei unmöglich, zu der Annahme verleitet, die Geschlechtszellen der Wirbelthiere entstünden aus weissen Blutzellen, da er diese für möglichst wenig differenzirt ansah. Beide Ansichten sind nicht haltbar, die erstere desshalb nicht, weil thatsächlich die Sexualzellen aller Pflanzen und die der meisten Thiere nicht schon von vornherein sich von den somatischen Zellen absondern, die zweite aber desshalb, weil ihr die Thatsachen widersprechen, weil die Sexualzellen der Wirbelthiere eben nicht aus Blutzellen hervorgehen, sondern aus dem Keimepithel. Aber wenn das auch nicht sicher wäre, müsste man doch aus rein theoretischen Gründen behaupten, dass eine Umwandlung beliebiger Blutzellen zu Keimzellen nicht möglich sei, und zwar desshalb, weil es ein grosser Irrthum ist, diese Blutzellen für histologisch undifferenzirt und ihr bestimmendes Plasma für dem Keimplasma gleich zu erachten. Es gibt im Organismus überhaupt keine undifferenzirten Zellen in diesem Sinne, sie haben alle einen bestimmten Grad von Differenzirung, mag dieselbe nun eine eng begrenzte, einseitige, oder eine mehr vielseitige sein, vor Allem liegen sie alle ohne Ausnahme weit von der Eizelle ab, die ihnen den Ursprung

[1]) Arch. mikr. Anat. Bd. XVIII u. XXIII.

[2]) Valaoritis, „Die Genesis des Thier-Eies“. Leipzig 1882.

gab, sind alle durch zahlreiche Zellgenerationen von ihr getrennt. Das heisst aber nichts Anderes, als dass ihr Idioplasma weit abweicht in seiner Beschaffenheit von dem der Eizelle, vom Keimplasma. Schon die Kerne der zwei ersten Furchungskugeln können nicht dasselbe Idioplasma enthalten, welches der Furchungskern enthielt, geschweige denn irgend eine der später entstehenden Embryonalzellen. Nothwendigerweise muss sich die Beschaffenheit des Idioplasmas im Laufe der embryonalen Entwicklung immer weiter von der des Furchungskerns entfernen, nur die des Furchungskerns ist aber Keimplasma, d. h. enthält die Structur, aus deren Wachsthum wieder ein ganzer Organismus hervorgehen kann. Es scheint freilich, als ob Manche es für selbstverständlich halten, dass jede „embryonale" Zelle den ganzen Organismus unter günstigen Verhältnissen wieder hervorbringen könne; genauere Ueberlegung ergibt aber, dass dazu nicht einmal diejenigen Embryonalzellen im Stande sein können, die dem Ei noch am nächsten stehen: die beiden ersten Furchungszellen [1]). Man braucht nur daran zu denken, dass in manchen Fällen aus der einen derselben das Ektoderm des Thieres, aus der andern das Entoderm hervorgeht, um eine solche Annahme fallen zu lassen und zuzugeben, dass das Idioplasma schon der beiden ersten Embryonalzellen verschieden sein muss und nicht mehr die Fähigkeit besitzen kann, aus sich allein den ganzen Organismus zu erzeugen. Wenn aber die dem Ei noch am nächsten stehenden Zellen dies nicht vermögen, wie sollte es eine der späteren Embryonalzellen vermögen, oder gar irgend welche Zellen des ausgebildeten Thierleibes? Man spricht ja allerdings oft genug von Zellen „von embryonalem Charakter",

---

[1]) Wir wissen heute, dass die ersten Furchungszellen der Ascidien und Seeigel dennoch dazu im Stande sind. Die Versuche von Chabry und Driesch beweisen es; sie widerlegen aber nicht die obigen Schlussfolgerungen, weil es sich dabei um besondere Ausrüstungen dieser Zellen handelt. W. 1892.

und erst kürzlich hat von Kölliker[1]) eine ganze Liste solcher Zellen gegeben, worunter sich Osteoblasten, Knorpelzellen, lymphoide Zellen, Bindesubstanzzellen befinden; aber gesetzt, diese Zellen verdienten wirklich diese Bezeichnung, was nützte dies zur Erklärung der Keimzellenbildung, da doch ihr Idioplasma weit verschieden sein muss von dem einer Keimzelle?

Es ist eine Täuschung, wenn man glaubt, irgend Etwas von der Bildung der Keimzellen begriffen zu haben, wenn man auf die Zellen von „embryonalem Charakter" hinweist, die im Körper des reifen Organismus enthalten sein sollen. Ich weiss wohl, dass es Zellen von sehr scharf ausgeprägter histologischer Differenzirung gibt und solche von sehr schwach ausgeprägter; die Schwierigkeit aber, Keimzellen aus ihnen entstehen zu lassen, ist bei den letzteren um gar Nichts geringer als bei den ersteren; sie enthalten beide Idioplasma von anderer Beschaffenheit als die Keimzelle, und ehe nicht erwiesen wird, dass „somatisches" Idioplasma überhaupt rückverwandelt werden kann in Keim-Idioplasma, haben wir kein Recht, aus einer von ihnen Keimzellen entstehen zu lassen.

Dasselbe gilt auch für die eigentlichen „embryonalen" Zellen, d. h. die Zellen des Embryo, und aus diesem Grunde erscheinen mir jetzt jene Fälle von frühzeitiger Trennung der Sexualzellen von den somatischen Zellen, wie ich sie wiederholt als Hinweise auf die Continuität des Keimplasmas geltend machte, an und für sich nicht mehr von so entscheidender Bedeutung, wie zu der Zeit, als wir über die Localisation des Idioplasmas in den Kernen noch nicht im Klaren waren. In den meisten dieser Fälle sondern sich nämlich die Keimzellen nicht schon im Beginn der Embryogenese von den übrigen Zellen, sondern erst in ihrem ferneren Verlauf. Nur die Polzellen der Dipteren machen davon eine Ausnahme. Wie

---

[1]) Kölliker, „Die Bedeutung der Zellkerne" etc. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 42.

Robin[1]) und ich selbst[2]) vor langer Zeit schon nachwiesen, sind sie die ersten Zellen, welche sich überhaupt im Ei bilden, und nach späteren Beobachtungen von Mecznikow[3]) und Balbiani[4]) werden sie zu den Sexualdrüsen des Embryos. Hier liegt also wirkliche direkte Continuität des Keimplasmas vor; aus dem Kern der Eizelle gehen direkt die Kerne der Polzellen hervor, und Nichts steht der Annahme im Wege, dass die letzteren das Idioplasma des Furchungskerns unverändert übernehmen und mit ihm die Vererbungstendenzen, deren Träger es ist. In allen andern Fällen aber gehen die Keimzellen durch Theilung späterer Embryonalzellen hervor, und da diese selbst einer späteren ontogenetischen Stufe des Idioplasmas angehören, so kann hier eine Continuität des Keimplasmas nur dann gefolgert werden, wenn man mit mir annimmt, dass ein kleiner Theil des Keimplasmas bei der Theilung des Furchungskerns unverändert und dem Idioplasma gewisser Zellfolgen beigemischt bleibt, und dass die Bildung wirklicher Keimzellen dadurch zu Stande kommt, dass im Verlauf dieser Zellfolgen und Zelltheilungen zu irgend einer Zeit Zellen gebildet werden, in denen das Keimplasma zur Herrschaft gelangt. Sobald man aber diese Annahme machen muss, ist es theoretisch ganz gleichgültig, ob das reservirte Keimplasma in der dritten, zehnten, hundertsten oder millionsten Zellgeneration zur Herrschaft gelangt. Desshalb sind jene Fälle früher Abtrennung der Keimzellen durchaus kein Beweis dafür, dass hier ein direkter Zusammenhang der elterlichen und der kindlichen Keimzelle vorliegt, denn eine Zelle, deren Nachkommen zum Theil somatische Zellen werden, zum Theil Keimzellen, kann selbst die Natur einer Keimzelle noch nicht besitzen. Wohl aber kann sie Keim-Idioplasma mit sich führen und dadurch die Vererbungssubstanz vom elterlichen auf den kindlichen Keim übertragen.

---

[1]) Compt. rend. Tom. 54, p. 150.
[2]) Entwickl. d. Dipteren. Leipzig 1864.
[3]) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVI, p. 389 (1866).
[4]) Compt. rend. 13. Nov. 1882.

Will man aber diese Annahme nicht machen, dann bleibt Nichts übrig, als dem Idioplasma der verschiednen ontogenetischen Stufen die Fähigkeit zuzuschreiben, sich wieder in die erste Stufe, d. h. in Keimplasma, zurückzuverwandeln. Strasburger lässt denn auch die Zellkerne (d. h. deren Idioplasma) sich im Laufe der Ontogenese verändern und am Schluss der Ontogenese wieder „zum Keimstadium zurückkehren". Schon die blosse Wahrscheinlichkeitsrechnung spricht aber gegen eine solche Möglichkeit. Nehmen wir z. B. einmal an, das Idioplasma der Keimzelle, das Keimplasma, werde durch 10 verschiedne Bestimmungsstücke definirt, von denen jedes wieder zwei Möglichkeiten darbiete, so wäre die Wahrscheinlichkeit, dass eine bestimmte Combination eintritt, gleich $1/2^{10} = 1/1024$; das heisst, die Rückverwandlung eines somatischen Idioplasmas in Keimplasma wird unter 1024 Versuchen ein Mal gelingen, sie wird folglich nie zur Regel werden können. Nun leuchtet es aber ein, dass man für die complicirte Structur des Keimplasmas, welche die ganze Individualität des Erzeugers bis zur „Porträtähnlichkeit" potentia in sich enthält, nicht mit 10 Bestimmungsstücken ausreicht, sondern deren eine überaus grosse Anzahl setzen muss, und weiter, dass auch die Möglichkeiten der einzelnen Bestimmungsstücke viel grösser als zwei angenommen werden müssen nach der Formel $\frac{1^n}{p}$, wobei p die Möglichkeiten, n die Bestimmungsstücke sind. Wir bekommen dann also bei sehr mässiger Steigerung von p und n schon so geringe Wahrscheinlichkeiten, dass sie gradezu die Annahme einer Rückverwandlung somatischen Idioplasmas in Keimplasma ausschliessen.

Man wird mir einwerfen, dass in den Fällen frühzeitiger Trennung der Keimzellen von den somatischen Zellen diese Rückverwandlung viel wahrscheinlicher sei. Das wäre sie in der That, und es liesse sich Nichts gegen die Möglichkeit sagen, dass das Idioplasma der dritten Zellgeneration etwa den Schritt zum Keimplasma zurückthäte, obgleich natürlich

mit der Möglichkeit noch keineswegs die Wirklichkeit solchen Geschehens bewiesen wäre. Allein wo sind die zahlreichen Fälle, in denen die Sexualzellen so früh schon sich sondern? wie selten trennen sich die Sexualzellen auch nur schon im Verlauf der eigentlichen Furchung des Eies? Bei Daphniden (Moina) geschieht dies im fünften Furchungsstadium[1]), immerhin noch ungewöhnlich früh, aber doch erst, nachdem bereits fünf Mal das Idioplasma seine Molekülarstructur geändert hat; bei Sagitta[2]) erfolgt die Abtrennung erst zur Zeit der Einstülpung des Urdarms, d. h. nachdem bereits mehrere Hundert Embryonalzellen gebildet sind, nachdem also das Keimplasma seine Molekülarstructur zehn oder mehr Mal geändert hat. In den meisten Fällen aber erfolgt die Trennung viel später, und bei Hydroiden erst nach Hunderten oder Tausenden von Zellgenerationen, ebenso wie bei den höheren Pflanzen, wo ja die Erzeugung von Keimzellen ans Ende der Ontogenese fällt. Die Wahrscheinlichkeit einer Rückverwandlung irgend einer Art von somatischem Idioplasma zum Keimplasma wird hier unendlich klein.

Diese Erwägungen beziehen sich allerdings nur auf plötzliche, sprungweise Umwandlung des Idioplasmas. Liesse sich nachweisen, dass hier wirklich eine cyklische Entwicklung vorläge und nicht blos der Schein einer solchen, so wäre Nichts gegen die Rückverwandlung einzuwenden. Es ist nun zwar in neuester Zeit von Minot[3]) behauptet worden, alle Entwicklung sei cyklisch, dem ist aber offenbar nicht so, wie denn schon Nägeli hervorgehoben hat, dass es auch gradlinige Entwicklungsbahnen gibt, oder überhaupt solche, die nicht in sich zurücklaufen. Die phyletische Entwicklung der gesammten Organismenwelt gibt ein klares Beispiel für eine Entwicklung der letzteren Art. Denn wenn dieselbe auch noch lange nicht abgelaufen ist, so kann man doch voraussehen,

---

[1]) Grobben, Arbeiten d. Wiener zool. Instituts, Bd. II, p. 203.
[2]) Bütschli, Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd. XXIII, p. 409.
[3]) „Science“ Vol. IV, Nr. 90, 1884.

dass sie niemals in der Weise umkehren wird, dass sie durch dieselben Phasen hindurch rückwärts wieder zu ihrem Anfangspunkt gelangte. Niemand wird für möglich halten, dass die heutigen Phanerogamen im Laufe der Erdgeschichte wieder alle Stadien ihrer phyletischen Entwicklung in rücklaufender Reihenfolge durchmachen und auf diese Weise wieder zur Form von einzelligen Algen und Moneren zurückkehren werden; oder dass die heutigen placentalen Säuger wieder zu Beutelsäugern, Monotremen, säugerartigen Reptilien u. s. w., bis schliesslich zu Würmern und Moneren herabsinken werden. Warum sollte aber, was in der Phylogenese unmöglich scheint, in der Ontogenese stattfinden können, und abgesehen davon, ob es möglich scheint oder nicht: wo sind die Beweise dafür, dass es stattfindet? Wenn sich zeigen liesse, dass vom Nucleoplasma jener somatischen Zellen, die sich z. B. bei den Hydroiden zu Keimzellen umwandeln, zahlreiche Entwicklungsstufen zurückführten zum Nucleoplasma der Keimzellen, so wäre das ein Beweis. Nun können wir ja allerdings die Differenzen in der Structur des Idioplasmas höchstens aus seinen Wirkungen auf den Zellkörper, nicht aber direkt erkennen, aber auch der Zellkörper zeigt uns nichts Derartiges. Hat die Vorwärtsentwicklung so zahlreiche Stufen nöthig gehabt durch den Furchungsprocess, den ganzen Aufbau des Embryos hindurch u. s. w., so berechtigt Nichts zu der Annahme, dass die Rückwärtsentwicklung mit einem Sprunge geschehen könnte; es müssten also doch mindestens von jenen Gewebezellen von „embryonalem Charakter", die sich zu Urkeimzellen ausbilden, die Hauptphasen ihrer Ontogenie wieder rückwärts durchgemacht werden. Eine plötzliche Umwandlung des Nucleoplasmas einer somatischen Zelle zum Kernplasma der Keimzelle würde kaum ein grösseres Wunder sein, als die eines Säugers zu einer Amöbe. Von solchen Rückentwicklungsstufen ist nun aber Nichts zu erkennen, vielmehr — wenn wir von dem Aussehen der ganzen Zelle auf die Structur ihres Kern-Idioplasmas schliessen dürfen — geht die Entwicklung einer Urkeimzelle vom Moment

ihrer erkennbaren Differenzirung an stetig vorwärts bis zur ausgeprägten männlichen oder weiblichen Geschlechtszelle hin.

Ich weiss wohl, dass von Strasburger gesagt wurde, bei der letzten Reifung der Geschlechtszellen „kehre die Substanz der Zellkerne wieder zu dem Zustand zurück, den sie zu Beginn der ontogenetischen Entwicklung besass“, aber das ist kein Beweis, sondern nur eine im Dienste der Theorie gemachte Annahme. Ich weiss auch wohl, dass Nussbaum und Andre bei der Bildung der Spermatozoen höherer Thiere auf einem gewissen Entwicklungsstadium eine rückläufige Entwicklung einsetzen lassen; aber selbst wenn diese Deutung richtig wäre, würde diese Rückwärtsentwicklung doch nur bis zur Urkeimzelle führen, würde also unerklärt lassen, wie das Idioplasma dieser Zelle sich nun weiter zu Keimplasma umwandelt; das wäre aber gerade die Hauptsache, wenn man eben nicht mit mir die Annahme machen will, dass in ihr noch unverändertes Keimplasma enthalten ist. — Alle Versuche, eine solche Rückverwandlung somatischen Kernplasmas in Keimplasma wahrscheinlich zu machen, scheitern schliesslich an den Verhältnissen bei den Hydroiden, bei welchen von zahllosen sogenannten „embryonalen“ Zellen des Körpers nur ganz bestimmte die Fähigkeit haben, zu Urkeimzellen zu werden, die übrigen nicht.

Ich muss desshalb die Vorstellung, dass somatisches Kernplasma sich wieder rückwärts in Keimplasma umwandeln könnte, jene Vorstellung, die man etwa als „Kreislauf des Keimplasmas“ bezeichnen könnte, für irrig halten.

Dieselbe ist übrigens auch phylogenetisch begründet worden, und zwar von Nägeli. Die phyletische Entwicklung der Organismen beruht nach seiner Auffassung auf einer stetigen, äusserst langsam erfolgenden und nur periodisch sichtbar werdenden Veränderung des Idioplasmas in der Richtung grösserer Complicirtheit. Der Fortschritt von einer Stufe zur andern wird nun im Allgemeinen dadurch bedingt, dass „die allerletzte Anlage der Ontogenie, welche die Ablösung der Keime bedingt, auf der höheren Stufe um eine oder

mehrere Zellgenerationen später eintritt". „Die allerletzte Anlage, welche die Ablösung der Keime bedingt, bleibt hierbei die nämliche, und es wird nur unmittelbar vor derselben die Reihe der Entfaltungen verlängert". Ich glaube, dass hier Nägeli durch die ihm natürlich am stärksten sich aufdrängenden Verhältnisse bei den Pflanzen allzu ausschliesslich beeinflusst worden ist. Bei diesen. besonders bei den höheren Pflanzen, werden freilich die Keimzellen gewissermaassen am Ende der Ontogenese erst angelegt; bei den Thieren aber ist es in sehr zahlreichen, ja in den meisten Fällen nicht so; die Keimzellen werden vielmehr, wie mehrfach erwähnt, schon in der Embryogenese, zuweilen schon ganz im Anfang der Entwicklung von den Körperzellen getrennt, und es lässt sich deutlich erkennen, dass dies die ursprüngliche, phyletisch älteste Art der Keimzellenbildung gewesen sein muss. Soweit wir wenigstens bis heute die Thatsachen überblicken, findet die Anlage der Keimzellen nur dann erst nach der Embryogenese statt, wenn Stockbildung mit oder ohne Generationswechsel, oder aber Generationswechsel ohne Stockbildung stattfindet; aber auch in dem letzteren Fall nicht immer. Im Polypenstock bilden sich die Keimzellen erst in den späteren Generationen von Polypen, nicht schon in dem ersten, aus dem Ei entwickelten Begründer der Colonie, ebenso in Siphonophorenstöcken, auch in manchen Fällen lang ausgezogener Metamorphose (Echinodermen) scheinen die Keimzellen erst spät zu entstehen, aber in vielen andern Fällen von Metamorphose (Insekten) entstehen sie schon während der Embryogenese. Nun ist es aber klar, dass die phyletische Entstehung von Stöcken oder Cormen derjenigen einzelner Personen nachgefolgt sein muss, dass diese letzteren uns also den ursprünglicheren Modus der Keimzellenbildung darstellen. Die Keimzellen sind somit ursprünglich nicht am Ende der Ontogenese entstanden, sondern am Anfang, gleichzeitig mit den Zellen, welche ich als die somatischen, die Körperzellen, ihnen gegenüber stelle.

Dass dem so ist, lehren grade auch manche niedere

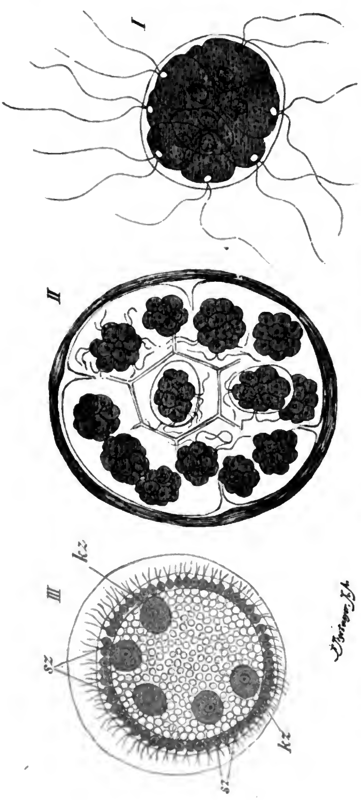
Pflanzenformen, oder doch chlorophyllhaltige Organismen, und diese illustriren, wie mir scheint, vortrefflich die Vorstellung von der phyletischen Entstehung der Keimzellen, wie ich sie in meinen früheren Darstellungen zu geben versucht habe.

Die phyletische Entstehung der ersten Keimzellen fällt offenbar zusammen mit der der ersten durch Arbeitstheilung differenzirten vielzelligen Organismen[1]). Wenn man desshalb das genetische Verhältniss der Keimzellen zu den Körperzellen ergründen will, wird man sich nicht darauf beschränken dürfen, die bereits ausgebildeten und hoch differenzirten vielzelligen Bionten allein ins Auge zu fassen, sondern man wird die phyletischen Uebergangsformen zu Rathe ziehen müssen. Wir kennen ja neben den einzellebenden Einzelligen auch Colonien von Einzelligen, bei welchen jede der sie zusammensetzenden Zellen der andern gleich ist, morphologisch und physiologisch; jede ernährt sich, bewegt sich und jede vermag unter bestimmten Bedingungen sich fortzupflanzen, d. h. eine Theilung einzugehen, welche zur Bildung einer neuen Colonie führt. Eine solche Homoplastide (Götte) ist z. B. die Volvocinen-Gattung Pandorina (Holzschnitt 1), eine kugliche Colonie ganz gleicher Geisselzellen mit Augenpunkt, Chorophyllinhalt und pulsirender Vacuole, in eine gemeinsame farblose Gallerte eingebettet. Diese Colonien pflanzen sich abwechselnd auf ungeschlechtlichem und auf geschlechtlichem Wege fort, wenn auch in letzterem Falle die sich copulirenden Schwärmzellen noch nicht als männliche und weibliche sicher unterschieden werden können. In beiden Fällen aber verhält sich also jede Zelle der Colonie hier noch wie ein einzelliges Bion, eine jede ist noch Fortpflanzungszelle.

Es ist nun sehr interessant, dass bei einer derselben Familie angehörigen Gattung der Schritt von der Homoplastiden-

[1]) Was man bei den Einzelligen als Keime bezeichnet, sind encystirte Individuen, die zuweilen zwar durch geringere Grösse, auch durch einfachere Bildung (Gregariniden), sich vom erwachsenen Bion unterscheiden, die aber die gleiche morphologische Individualitätsstufe darstellen, wie diese.

zur Heteroplastiden-Stufe vollzogen, und die Scheidung in Körper- und Fortpflanzungszellen durchgeführt ist. Bei Volvox (Holzschnitt 2) besteht die kugliche Colonie aus



I. Pandorina morum nach Pringsheim, eine schwärmende Familie.
II. Eine solche in 16 Tochterfamilien getheilt, alle Zellen gleich.
III. Ein junges Individuum von Volvox minor nach Stein, noch umschlossen von der Hülle der Parthenogenidie. Die Zellen in *sz*, somatische und in *kz*, Keimzellen gesondert.

zweierlei Zellenarten, aus den kleinen, zu Hunderten vorhandnen Geisselzellen und aus den viel weniger zahlreichen, grossen geissellosen Keimzellen. Die letzteren allein können die Bildung einer neuen Volvoxkugel hervorrufen, und zwar geschieht dies auch hier abwechselnd auf ungeschlechtlichem Weg, oder nach regelrechter Befruchtung grosser Eizellen durch kleine, bewegliche Spermatozoen. Dieser letztere Punkt, die geschlechtliche Differenzirung der Keimzellen, ist für die hier ins Auge gefasste Frage gleichgültig; es kommt vor Allem darauf an, ob hier, an der Wurzel der Heteroplastiden, die Keimzellen, mögen sie nun geschlechtlich differenzirt sein oder nicht, am Ende der Ontogenese und aus den somatischen Zellen entstehen, oder ob sich das Material der in die Embryogenese eintretenden mütterlichen Keimzelle von Anfang an scheidet in somatische und in Keimzellen. Das Erstere würde Nägeli's Ansicht entsprechen, das Letztere der meinigen. Nun wird aber von Kirchner[1]) bestimmt angegeben, dass bei der Furchung des befruchteten Volvoxeies sich die Keimzellen schon während der Embryonalentwicklung, d. h. vor dem Ausschlüpfen der jungen Heteroplastide aus der Eihülle, differenziren; wir werden uns also die phyletische Entstehung der ersten Heteroplastiden nicht anders vorstellen können, als ich sie früher — ohne dass mir damals schon dieses frappante Beispiel gegenwärtig gewesen wäre — theoretisch dargelegt habe; das Keimplasma (Nucleoplasma), einer der Pandorina ähnlichen Homoplastide, muss sich im Laufe der Phylogenese in der Weise in seiner Molekülarstructur geändert haben, dass die Zellencolonie, welche durch Theilung ontogenetisch aus ihr hervorging, nicht mehr, wie bisher, aus identischen, sondern aus zwei verschiednen Zellenarten bestand, von denen nur die eine, die Keimzellen, noch der mütterlichen Keimzelle gleich waren, die andern aber die Fähigkeit, das Ganze hervorzubringen, aufgegeben hatten und

---

[1]) Vergleiche: Bütschli in Bronn's „Klassen und Ordnungen", Bd. I, p. 777.

nur höchstens noch ihres Gleichen durch Theilung hervorbrachten. Hier bei Volvox scheint mir der bestimmte Beweis vorzuliegen, dass bei der phyletischen Entstehung der Heteroplastiden die somatischen Zellen nicht, wie Nägeli meint, in der Ontogonese zwischen Mutterkeimzelle und Tochterkeimzellen eingeschoben worden sind, sondern dass sie direkt aus der Mutterkeimzelle hervorgingen, Stücke von ihr waren, ganz so, wie dies bei Pandorina heute noch der Fall ist. Damit ist aber die Continuität des Keimplasmas für den Anfang der phyletischen Entwicklungsreihe wenigstens festgestellt.

Dass sich später dann die Zeit der Trennung beider Zellenarten von einander verschoben haben muss, beweist die schon oft erwähnte Thatsache, dass bei den meisten höheren Organismen diese Trennung später stattfindet, häufig sogar sehr spät, am Ende der ganzen Ontogenese. In dieser Beziehung sind die sicher bekannten Fälle früherer Abtrennung von grossem Werth, weil sie die extremen Fälle mit einander verbinden. Es kann keine Rede davon sein, dass die Keimzellen der Hydroiden, oder der höheren Pflanzen als indifferente und desshalb noch nicht unterscheidbare Zellen schon von der Embryogenese an vorhanden seien und sich später nur differenzirten. Dem widerspricht schon die einfachste mathematische Erwägung in Verbindung mit der Beobachtung, dass keine der verhältnissmässig wenigen Zellen des Embryo von der ungeheuren Vermehrung durch Theilung ausgeschlossen bleiben kann, damit die grosse Zahl durch Knospung entstehender Tochterindividuen zu Stande komme, welche einen Polypenstock ausmachen. Die Geschlechtsknospe einer Coryne entsteht an einer Stelle des Polypenköpfchens, die sich durch Nichts von den danebenliegenden auszeichnet; eine einfache Lage von Ektodermzellen, eine ebensolche von Entodermzellen bildet die Leibeswand des Thieres an dieser Stelle. Dann aber tritt ein kleiner Kreis dieser Zellen in lebhafte Vermehrung ein, es entsteht eine Zellwucherung, und unter den so entstandenen jungen Zellen bilden dann einige sich zu

Keimzellen um. Sie waren als besondere Zellen vorher nicht da.

Es ist desshalb auch verbaliter und streng genommen nicht richtig, wenn ich bisher den Satz aufstellte, die Keimzellen seien unsterblich; sie enthalten nur den unsterblichen Theil des Organismus, das Keimplasma, nur dieses, das Idioplasma der Keimzellen, ist unsterblich, und wenn es auch, soweit wir wissen, jederzeit von einem Zellkörper umgeben ist, so beherrscht es doch nicht jederzeit diesen Zellkörper und drückt ihm den Stempel der Keimzelle auf. Das verändert indessen nichts Wesentliches in der Auffassung dieser Verhältnisse, und man darf auch heute noch die Keimzellen als den unsterblichen Theil des Metazoenkörpers den vergänglichen somatischen Zellen gegenüberstellen. Wenn Wesen und Charakter einer Zelle nicht im Zellkörper, sondern in der Substanz des Zellkerns ihren bestimmenden Grund haben, dann ist die Unvergänglichkeit der Keimzellen gewahrt, wenn auch nur dieses continuirlich von einer Generation auf die andere geht.

G. Jäger[1]) hat zuerst den Gedanken ausgesprochen, dass der Körper der höheren Organismen aus zweierlei Zellen bestehe, aus „ontogenetischen" und „phylogenetischen", und dass die letzteren, die Fortpflanzungszellen, nicht ein Produkt der ersteren, der Körperzellen sind, sondern dass sie direkt von der elterlichen Keimzelle abstammen. Er nahm als

[1]) Gustav Jäger, „Lehrbuch der allgemeinen Zoologie", Leipzig 1878, II. Abtheilung. — Es ist wohl die Schuld der zügellosen und oberflächlichen Speculationslust des Verfassers, dass die guten Gedankenkerne seines Buchs unbeachtet und ohne Nachwirkung geblieben sind. Mir wenigstens ist sein oben angeführter Gedanke erst jetzt bekannt geworden, und auch M. Nussbaum scheint völlig unabhängig von Jäger auf dieselbe Anschauung gekommen zu sein. Eine Durcharbeitung derselben ist übrigens von Letzterem auch nicht versucht worden; vielmehr folgen dann sofort recht werthlose Betrachtungen, wie z. B. die, dass die „ontogenetische" und die „phylogenetische Gruppe in concentrischem Verhältniss zu einander stehen"! Warum nicht lieber in dreieckigem oder viereckigem Verhältniss?

erwiesen an, dass die „Bildung der Zeugungsstoffe bei einem Thiere schon in die ersten Stadien seines Embryonallebens fällt“, und glaubte damit den Zusammenhang des elterlichen und kindlichen Keimprotoplasmas festgestellt zu haben. Wie in der Einleitung schon erwähnt wurde, nahm dann später M. Nussbaum diesen Gedanken wieder auf, und zwar auf derselben Grundlage einer Continuität der Keimzellen. Auch er nahm an, es theile sich „das gefurchte Ei in das Zellenmaterial des Individuums und in die Zellen für die Erhaltung der Art“, und stützte diese Ansicht auf die wenigen bekannten Fälle früher, schon in die erste Zeit der Embryonalbildung fallender Abspaltung der Geschlechtszellen. Er hielt auch später noch an dieser Ansicht fest, als durch meine Untersuchungen an Hydromedusen nachgewiesen war, dass die Geschlechtszellen sich keineswegs immer schon in der Embryonalperiode von den somatischen Zellen trennen, sondern oft sehr viel später. Dennoch zeigen nicht nur die Hydroiden und die diesen sich ähnlich verhaltenden phanerogamen Pflanzen, dass eine direkte Herleitung der kindlichen von der elterlichen Keimzelle als Zellen den Thatsachen nicht entspricht, sondern die von Jäger und Nussbaum angeführten Fälle früher Abspaltung der Keimzellen beweisen dasselbe. In den allerseltensten Fällen gehen heute noch die Keimzellen direkt aus der elterlichen Eizelle hervor (Dipteren); wenn sie aber auch nur wenige Zellgenerationen später sich abspalten, so ist der postulirte Zusammenhang von elterlicher und kindlicher Keimzelle unterbrochen, denn eine Embryonalzelle, deren Nachkommen nur zum Theil Keimzellen werden, zum andern Theil aber somatische Zellen, kann unmöglich die Natur einer Keimzelle besitzen, ihr Idioplasma kann dem der elterlichen Keimzelle nicht gleich sein; ich brauche nur auf das zu verweisen, was oben über die ontogenetischen Stufen des Idioplasmas gesagt wurde. Ein Zusammenhang zwischen der Keimsubstanz des „Elters“ (Nägeli) und des Kindes ist auch hier nur dann herzustellen, wenn man eine Beimischung unveränderten Keimplasmas zu dem somatischen Kernplasma

gewisser Zellenfolgen zugibt. Der Grundgedanke von Jäger und Nussbaum ist — wie ich glaube — vollkommen richtig, es ist derselbe Gedanke, der auch mich zur Vorstellung einer „Continuität des Keimplasmas" geführt hat, dass nämlich die Vererbung nur auf Grundlage einer solchen Annahme begreiflich wird, aber die Art, wie sie ihn realisirt dachten, entspricht nicht den Thatsachen. Dies zeigt sich auch darin, wenn Nussbaum meint, „dass aus dem Zellmaterial des Individuums keine einzige Samen- oder Eizelle hervorgehen" könne. Dies geschieht vielmehr nicht nur bei Hydroiden und Phanerogamen unzweifelhaft, sondern auch in zahlreichen andern Fällen, freilich aber nicht aus irgend einer „indifferenten" Zelle von „embryonalem Charakter", sondern aus ganz bestimmten Zellen und unter Umständen, welche uns gestatten, mit aller Sicherheit zu schliessen, dass sie dazu im Voraus bestimmt sind, d. h. dass sie Keimplasma beigemengt erhalten, welches sie allein befähigt, zu Keimzellen zu werden.

Wenn ich aus meinen Hydroiden-Untersuchungen [1]) den Schluss zog, dass „Keimplasma in feinster und desshalb für uns nicht wahrnehmbarer Vertheilung" schon vom Ei her gewissen somatischen Zellen beigegeben sei, um dann durch unzähliche Zellfolgen hindurch bis in jene entlegensten Individuen des Stockes hingeführt zu werden, in welchen sich die Geschlechtsprodukte bilden, so beruht derselbe zunächst auf der Thatsache, dass Keimzellen nur an ganz bestimmten Punkten auftreten, den „Keimstätten", und dass vorher weder Keimzellen selbst, noch auch diejenigen Zellen vorhanden sind, welche sich später in Keimzellen umwandeln, die Urkeimzellen. Auch die letzteren werden erst an der Keimstätte gebildet, und zwar gehen sie aus der Vermehrung somatischer Zellen des Ektoderms hervor. Die Keimstätte ist für jede Hydroidenart eine festbestimmte, aber für verschiedne Arten sehr oft eine verschiedne. Es lässt sich nun

---

[1]) Weismann, „Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen". Jena 1883.

zeigen, dass diese verschdiene Lage der Keimstätte verschiednen phyletischen Stadien eines Verschiebungsprocesses entspricht, der dahin zielt, die Keimstätte von ihrem ursprünglichen Ort, dem Manubrium der Meduse, centripetalwärts zu verlegen — aus welchen Gründen, kann hier unbeachtet bleiben. Es zeigt sich nun, dass diese phyletischen Verlegungen der Keimstätte heute noch dadurch zu Stande kommen, dass die Urkeimzellen vom Ort ihrer Entstehung activ nach jenem Orte hinwandern, an welchem nun die Keimzellen sich differenziren sollen, und dass heute noch in jeder Ontogenese diese Wanderungen immer wieder von Neuem stattfinden. Wozu wandern nun jene Urkeimzellen, wenn auch andre der bei Hydroiden so zahlreich vorhandnen jungen Zellen von „indifferentem" Charakter im Stande wären, sich zu Keimzellen zu differenziren? Auch bei ganz kleinen Verschiebungen der Keimstätte, wenn es sich nur darum handelt, dieselbe von der Aussenseite der Stützlamelle auf die Innenseite zu verlegen, geschieht dies stets durch active Wanderung der Urkeimzellen durch die Stützlamelle hindurch. Im Laufe der Phylogenese hat so die Keimstätte bedeutende Verschiebungen erlitten, aber niemals sprungweise, sondern immer in kleinsten Etappen, und diese werden alle heute noch in jeder Ontogenese wiederholt durch die Wanderung der Urkeimzellen von der alten ursprünglichen Keimstätte nach der heutigen hin. Zu den zahlreichen genaueren Darlegungen dieser phyletischen Keimstätte-Verschiebungen und ontogenetischen Wanderungen der Urkeimzellen, welche ich in meinen Hydroidenwerk gegeben habe, hat Hartlaub[1]) neuerdings noch ein weiteres Beispiel hinzugefügt, das insofern von besonderem Interesse ist, als hier (bei Obelia) die Richtung der Verschiebung die umgekehrte ist, wie bei den von mir verfolgten Fällen, nicht centripetal, sondern centrifugal.

---

[1]) Dr. Clemens Hartlaub, „Ueber die Entstehung der Sexualzellen bei Obelia". Freiburg. Inaugural-Dissert. u. in „Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41. 1884.

Was soll man nun aber anders daraus schliessen, wenn Verschiebungen der Keimstätte nur durch den oft sehr umständlichen Modus der Wanderung der Urkeimzellen erfolgen, als dass dies eben der einzig mögliche Weg zur Erreichung dieser Veränderung war, dass andere Zellen die Rolle der Urkeimzellen zu übernehmen nicht im Stande waren? Und wenn keine andern Zellen dazu im Stande waren, ihre Rolle zu übernehmen, worin kann die Ursache liegen, als darin, dass eine ganz bestimmte Qualität von Kernplasma dazu gehört, um Keimzellen zu bilden, mit andern Worten: Keimplasma? Ich sehe nicht ein, wie man der Annahme entgehen will, dass auch hier eine Continuität des Keimplasmas stattfinde, denn wollte man selbst die Umwandlung somatischen Idioplasmas zu Keimplasmas für möglich halten, so würde doch durch eine solche Annahme nicht erklärt, weshalb denn die Keimstätteverschiebungen hier in so kleinen Schritten und unter steter ängstlicher Wahrung des Zusammenhangs mit den Zellen der ursprünglichen Keimstätte erfolgen mussten. Dies erklärt sich nur durch die Annahme, dass andere als jene Zellfolgen, welche zur alten Keimstätte führen, der Umwandlung in Keimzellen überhaupt nicht fähig sind.

Nun hat mir freilich Strasburger den Einwurf gemacht, dass eine Versendung von Keimplasma auf bestimmten Wegen, d. h. durch bestimmte Folgen somatischer Zellen hindurch desshalb nicht möglich sei, weil das Idioplasma seinen Sitz im Kern und nicht in der Zelle habe und weil ein Kern sich durch die hier anzunehmende „indirekte“ Theilung immer nur in zwei völlig gleiche Hälften theilen könne. „Es wäre zwar denkbar — meint Strasburger — dass durch Kerntheilung bestimmte Molekülgruppen unverändert in der sich sonst verändernden Kernsubstanz erhalten und durch den ganzen Organismus gleichmässig vertheilt würden, nicht aber dass ihre Führung nur auf bestimmten Wegen erfolgen sollte.“

Dass ich diesen Einwurf nicht für berechtigt halten kann, geht aus dem hervor, was oben über die von Strasburger

angenommene Gleichheit der beiden durch indirekte Theilung entstehenden Tochterkerne gesagt wurde. Ich sehe keinen Grund, warum die beiden Hälften des Mutterkerns stets von gleicher Beschaffenheit sein müssten, wenn sie auch wohl immer von gleichem Volumen und gleicher Masse sein werden; ich wundere mich aber, dass Strasburger mir die Möglichkeit zugibt, dass das Keimplasma, welches dem Idioplasma der somatischen Zellen nach meiner Ansicht beigemischt ist, bei seinem Durchgang durch den Körper unverändert bleiben kann. Denn wenn Strasburger's Ansicht zutrifft, nach welcher die Veränderungen der Kernsubstanz während der Ontogenese durch den ernährenden Einfluss des Zellkörpers (Cytoplasmas) zu Stande kommt, dann müsste doch wohl jedesmal die gesammte Kernsubstanz einer Zelle verändert werden, und es könnte kein unveränderter Rest daneben bestehen bleiben. Nur wenn die Umwandlungen der Kernsubstanz, wie sie beim Aufbau des Körpers stattfinden müssen, aus rein innern Ursachen erfolgen, d. h. aus der Constitution des Kernplasmas heraus, ist es denkbar, dass ein Theil eines bestimmten Kerns eine Veränderung eingeht, ein anderer aber unverändert bleibt. Dass dies aber wirklich geschehen kann und geschieht, das beweisen uns unter Anderem jene oben erwähnten Fälle ganz früher Abtrennung der Keimzellen von der sich entwickelnden Eizelle. Wenn im Dipteren-Ei die ersten beiden Kerne, welche sich vom Furchungskern des Eies durch Theilung lostrennen, die Geschlechtszellen bilden, so beweist dies, dass sie das Keimplasma des Furchungskerns unverändert übernehmen; die übrige Masse des Furchungskerns aber muss sich während oder vor der Abtrennung jener ersten Kerne in ihrem Wesen verändert haben, sonst müsste sie nachher noch einmal Polzellen bilden, während sie doch andere — nämlich die somatischen Zellen — aus sich hervorgehen lässt. Wenn auch die Zellkörper solcher frühesten Embryonalzellen häufig noch keine uns sichtbare Verschiedenheit aufweisen, so muss doch das Idioplasma ihrer Kerne ohne allen Zweifel verschieden sein, woher käme sonst ihre

verschiedne Weiterentwicklung? Ich halte es auch nicht nur für möglich, sondern sogar für wahrscheinlich, dass die Körper solcher früher Embryonalzellen nicht nur gleich scheinen, sondern dass sie es auch wirklich sind, denn wenn auch das Idioplasma des Kerns den Charakter des Zellkörpers bestimmt und wenn jede Differenzirung dieses letzteren von einer bestimmten Beschaffenheit des Kernplasmas abhängt, so ist damit doch keineswegs gesagt, dass nun auch umgekehrt jede Aenderung in der Beschaffenheit des Kernplasmas eine Aenderung des Zellkörpers mit sich bringen müsse. Ohne Wolken ist kein Regen möglich, aber nicht jede Wolke bringt Regen; ohne chemische Umsetzungen ist kein Wachsthum möglich, aber nicht jeder Grad und jede Art von chemischen Processen bringt Wachsthum. So wird auch nicht jede Art von Veränderung in der Molekülarstructur des Kernplasmas einen umgestaltenden Einfluss auf das Zellplasma ausüben müssen, und es wird denkbar sein, dass eine lange Reihe von Kernplasma-Veränderungen sich nur in der Art und Energie seiner Theilungsfolgen äussert, während die Zellsubstanz noch ganz unberührt davon bleibt, soweit es ihre molekülare und chemische Beschaffenheit angeht. Damit stimmt auch der Augenschein, der zeigt, dass in der ersten Periode der Embryonalbildung der Thiere die Zellkörper keine oder nur sehr geringe sichtbare Verschiedenheiten zeigen, wenn es davon auch Ausnahmen besonders bei niederen Thieren gibt. Doch beruhen auch diese — z. B. die Verschiedenheiten im Aussehen der Ekto- und Entodermzellen bei Spongien und andern Coelenteraten vielleicht mehr auf einer verschiednen Beimengung ernährender Bestandtheile als auf einer starken Verschiedenheit des Zellplasmas selbst. Es leuchtet ja auch ein, das es beim Aufbau des Embryos zunächst auf eine Vermehrung des Zellmaterials und später erst auf eine Differenzirung desselben in verschiedne Qualitäten nach dem Princip der Arbeitstheilung ankommt. Auch von dieser Seite her stimmen also die Thatsachen gegen Strasburger, wenn er die Ursache der Kernplasma-Veränderungen nicht in ihnen selbst, sondern im Zellkörper sucht.

Ich glaube somit gezeigt zu haben, dass sich theoretisch kaum etwas gegen die Beimengung unveränderten Keimplasmas zur Kernsubstanz der somatischen Zellen, oder gegen die Führung dieses Keimplasmas auf bestimmten Wegen einwenden lässt. Allerdings aber wäre es a priori auch sehr wohl denkbar, dass allen somatischen Kernen etwas unverändertes Keimplasma beigemischt wäre. Bei den Hydroiden wird zwar eine solche Annahme dadurch ausgeschlossen, dass eben nur ganz bestimmte Zellen und Zellenfolgen im Stande sind, sich zu Keimzellen zu entwickeln, allein es wäre ja ganz wohl denkbar, dass Organismen existirten, für die es von grossem Nutzen wäre, wenn jeder ihrer Theile unter Umständen wieder zum Ganzen auswachsen und Geschlechtszellen hervorbringen könnte, und in diesem Falle würde es vielleicht möglich gewesen sein, allen somatischen Kernen ein Minimum unveränderten Keimplasmas beizugeben. Aus diesem Grunde halte ich auch den andern Einwand, welchen Strasburger meiner Theorie macht, nicht für entscheidend, dass es nämlich Pflanzen gibt, die man durch Rhizomstücke, Wurzelstücke, ja selbst Blätter vermehren kann, und dass so gewonnene Pflanzen schliesslich blühen, fructificiren und wieder Ihresgleichen aus Samen erzeugen können. „Aus abgeschnittenen, auf feuchten Sand gelegten Begonienblättern ist es leicht, neue Pflanzen zu erziehen, und doch hätten keinesfalls in dem normalen Verlauf der Ontogenie die Moleküle des Keimplasmas das Blatt zu passiren gehabt, sie müssten daher im Blattgewebe fehlen. Da somit auch aus dem Blatte die Erziehung einer blühenden und fructificirenden Pflanze möglich ist, so beweist dies unwiderleglich, dass es besondere, Keimsubstanz führende Zellen in der Pflanze nicht gibt.“ Mir scheint diese Thatsache nur zu beweisen, dass bei der Begonie und ähnlichen Pflanzen den Zellen oder vielleicht auch nur gewissen Zellen der Blätter Keimplasma beigemengt ist, dass diese Pflanze der Vermehrung durch Blätter angepasst ist. Warum sind denn nicht alle Pflanzen in dieser Weise vermehrbar? Niemand hat noch einen Baum aus einem Linden- oder

Eichenblatt hervorwachsen sehen, oder eine blühende Pflanze aus einem Tulpen- oder Windenblatt. Man wird darauf nicht etwa antworten wollen, es handle sich in jenen letzterwähnten Fällen um stärker specialisirte Theile, die dadurch zur Produktion von Keimsubstanz unfähig geworden seien, denn die Zellen der Blätter dieser verschiednen Pflanzen sind wohl schwerlich in verschiednem Grade speciell histologisch differenzirt. Wenn also dennoch die einen eine blühende Pflanze reproduciren können, die andern nicht, so muss dies einen andern Grund haben, als den Grad ihrer histologischen Differenzirung, und ich sehe diesen Grund darin, dass einem Theil ihrer Kerne unverändertes Keimplasma in minimaler Menge beigemischt ist.

In Sachs vortrefflichen „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie" lese ich (p. 884), dass „bei den Laubmoosen fast jede beliebige Zelle der Wurzeln, Blätter, Sprossaxen, ja sogar der jungen, unreifen Sporenfrucht unter günstigen Umständen zu einer ganzen, selbstständigen Pflanze werden" kann. Falls solche Pflanzen später auch Keimzellen hervorbringen, hätten wir also hier einen Fall, der die Annahme verlangen würde, dass allen oder nahezu allen Zellen einer Pflanze Keimplasma beigemengt sein müsste.

Noch viel weniger scheint mir die Theorie der Continuität des Keimplasmas durch den Generationswechsel widerlegt, oder auch nur in irgend einem Grad unwahrscheinlich gemacht zu werden. So gut das Keimplasma gewissen somatischen Zellen des aus dem Ei entstandenen Individuums beigegeben sein und auf bestimmten Bahnen weitergeschafft werden kann, so gut kann es auch in ein durch Knospung aus jenem hervorgewachsenes zweites, drittes — n^tes^ Individuum übergeleitet werden, und gerade die Thiergruppe der Hydroiden, auf die sich meine Vorstellung von der Continuität des Keimplasmas vor Allem stützt, pflanzt sich ja zum grossen Theil durch Generationswechsel fort.

II. DIE BEDEUTUNG DER „RICHTUNGS-KÖRPERCHEN".

Seitdem wir aber wissen, dass das specifische Wesen einer Zelle in der Molekülarstructur ihres Kernes beruht, bietet sich meiner Theorie noch eine weitere und, wie ich glaube, sehr starke Stütze in der solange räthselhaft gebliebenen Ausstossung der Richtungskörperchen.

Wenn nämlich die specifische Molekülarstructur eines Zellkörpers von der Kernplasma-Beschaffenheit bestimmt und hervorgerufen wird, dann muss jede histologisch differenzirte Zellart auch ihr specifisches Kernplasma haben. Nun ist aber die Eizelle der meisten Thiere, solange sie noch wächst, durchaus keine indifferente Zelle von primitivster Beschaffenheit, sondern ihr Zellkörper hat grade während dieser Zeit des Wachsthums ganz eigenthümliche, specifische Functionen zu erfüllen, ernährende Substanzen auszuscheiden von bestimmter chemischer Natur und physikalischer Beschaffenheit, und diese „Dotter-Substanzen" in bestimmter Weise abzulagern und aufzuspeichern, damit sie bei der später erfolgenden Embryonalentwicklung dem Embryo zur Verfügung stehen. Sie hat auch meistens Eihäute, und oft solche von durchaus specifischer Structur zu liefern; sie ist also histologisch differenzirt. Die

wachsende Eizelle verhält sich also in dieser Beziehung wie irgend eine somatische Zelle, am ehesten wäre sie vergleichbar etwa einer Drüsenzelle, nur dass sie ihre Abscheidungen nicht alle ausserhalb der Zelle, sondern in dem Zellkörper selbst deponirt. Zu dieser specifischen Funktion bedarf sie eines specifischen Zellkörpers, und dieser wiederum ist bedingt durch einen specifischen Zellkern; es muss also die wachsende Eizelle ein Kernplasma von specialisirter Molekülarstructur besitzen, welches den erwähnten Drüsen-Funktionen der Zelle vorsteht. Wenn man das Kernplasma histologisch differenzirter Zellen als „histogenes Kernplasma" bezeichnet, so muss die wachsende Eizelle histogenes Kernplasma enthalten, und zwar eine bestimmte specifische Modifikation desselben. Dieses Kernplasma kann unmöglich dasselbe sein, welches später die Embryonalentwicklung veranlasst, diese wird vielmehr nur durch ächtes Keimplasma angeregt werden können von jener unendlich complicirten Zusammensetzung, wie ich sie oben anschaulich zu machen suchte. Es müssen also im Keimbläschen der Eizelle zweierlei Kernplasma-Arten enthalten sein: Keimplasma und histogenes Plasma, und zwar eine bestimmte Art von histogenem Kernplasma, die man ovogenes nennen könnte[1]. Dieses ovogene Kernplasma muss im jungen Ei bedeutend überwiegen, da es — wie wir sehen — die wachsende Eizelle beherrscht; das Keimplasma dagegen muss zuerst nur in geringer Menge vorhanden sein, dann aber im Laufe des Wachsthums der Zelle bedeutend an Masse zunehmen. Damit es aber zur Herrschaft komme über den Zellkörper, damit, mit andern Worten, die Embryonalentwicklung beginne, muss das an Masse immer noch überwiegende ovogene Kernplasma aus

[1]) Dies halte ich auch heute noch für richtig; ich würde heute sagen: die junge Eizelle wird von einer besondern Determinante beherrscht, die man als die ovogene bezeichnen kann. Vergleiche mein neues Werk: „Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung", Jena 1892.

der Zelle entfernt werden. Diese Entfernung geschieht nun auf demselben Wege, auf welchem auch in der Ontogenese des Embryo differente Kernsubstanzen getrennt werden: durch Kern- und Zelltheilung; die Ausstossung der Richtungskörperchen ist nichts Anderes, als die Entfernung des ovogenen Kernplasmas aus der Eizelle[1]). Dass bis zuletzt die Masse des ovogenen Kernplasmas im Keimbläschen überwiegt, schliesse ich aus der Thatsache, dass zweimalige Theilung desselben und Ausstossung zweier Richtungskörperchen die Regel ist. Wenn damit zugleich auch ein geringer Theil des Zellkörpers dem Ei entzogen wird, so wird das wohl als ein unvermeidlicher Verlust des Eies zu betrachten sein, ohne den eben in den betreffenden Fällen die Entfernung des ovogenen Kernplasmas nicht erfolgen konnte.

Dies meine Theorie von der Bedeutung der Richtungskörperchen, der ich die früher von Andern aufgestellten Theorien nicht in extenso gegenüber stellen will, da sie ja bekannt sind und sich von ihr so wesentlich unterscheiden, dass dies nicht noch im Näheren aufgezeigt zu werden braucht. Dass etwas aus dem Ei entfernt wird, was für dessen Embryonalentwicklung hinderlich sein würde, wird wohl von Allen angenommen, aber worin dieses Hinderniss besteht, was beseitigt werden muss, darüber gehen die Vermuthungen auseinander[2]); die Einen stellen sich das Keimbläschen zwittrig

---

[1]) Seit der Aufstellung des obigen Satzes haben viele darauf gerichtete Untersuchungen im Laufe der Jahre dazu geführt, ihn zu widerlegen. Es wird aber nicht uninteressant sein, den Gedankengängen zu folgen, welche endlich zur richtigen Auffassung geführt haben. Vergl. Aufsatz V, VI und XII.

[2]) So suchte Bütschli schon 1877 die „hauptsächliche Bedeutung der Bildung der Richtungskörperchen in der Entfernung eines Theils des Eikerns, möge diese Entfernung sich nun in der Weise vollziehen, dass ein Theil des Kerns direkt entfernt wird, oder so, dass er unter der Form einer Zellknospung seinen Austritt aus der Eizelle findet“. Entwicklungsgeschichtliche Beiträge in Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 29, p. 237 Anm.

vor — Minot[1]), van Beneden, Balfour —, und lassen das männliche Element im Richtungskörperchen ausgeschieden werden, um so das Ei befruchtungsfähig zu machen, Andere sprechen von einer „Verjüngung“ des Kerns, noch Andere glauben, dass nur die Masse der Kernsubstanz reducirt werden müsse, damit sie der des oft sehr kleinen Spermakerns gleich und so das richtige Verhältniss zur Kerncopulation herbeigeführt werde.

Die erstere Ansicht scheint mir schon dadurch widerlegt, dass nachweislich von der Eizelle auch männliche Eigenschaften vererbt werden, von der Spermazelle auch weibliche, das Keimplasma des Eikerns ist also nicht weiblich, das des Spermakerns nicht männlich, sondern sie sind beide geschlechtlich indifferent. Die zweite Ansicht ist von Strasburger neuerdings dahin formulirt worden, dass die Menge des in dem Keimkern (Keimbläschen des Eies) enthaltenen „Idioplasmas auf die Hälfte reducirt werden“ müsse, damit dann durch die Copulation mit dem Spermakern wieder ein ganzer Kern zu Stande komme. Obgleich ich die zu Grunde liegende Idee, dass die Masse des Kerns für seine Wirkungen nicht minder wichtig, als seine Qualität ist, für vollkommen richtig halte, so muss ich doch bestreiten, dass es sich bei der Ausstossung der Richtungskörperchen um eine Massen-Verminderung handle. Die Masse des im Keimbläschen enthaltenen „Idioplasmas“ wird auch thatsächlich gar nicht auf die Hälfte, sondern auf ein Viertel reducirt, da ja zwei Theilungen hintereinander erfolgen. Durch die Copulation mit dem ebenso gross als der Eikern anzunehmenden Spermakern würde also nur die Hälfte der Masse des Keimbläschen-Idioplasmas wieder hergestellt, und da müsste man doch fragen: wozu die Verschwendung? wozu wurde sie vorher auf das Doppelte gebracht? Und wenn wirklich diese doppelt so grosse Masse des Keimbläschens aus Keimplasma bestünde,

---

[1]) C. S. Minot, „Account etc.“ — Proceedings Boston Soc. nat. hist., Vol. XIX, p. 165. 1877.

warum trat das Ei nicht schon vorher in Furchung ein? Wer freilich die Samenzelle als das belebende Element, als den zündenden Funken betrachtet, der erst die Embryonalentwicklung auslöst, der hat darauf eine Antwort bereit, nicht aber Strasburger, der mit mir einer später zu besprechenden, ganz andern Auffassung huldigt.

Sobald man dagegen annimmt, dass im Keimbläschen zwei verschiedne Arten von Kernplasma enthalten sind, so löst sich das Räthsel ganz einfach. Ich werde weiter unten bei Gelegenheit der Parthenogenese eine Thatsache anführen, die mir einen förmlichen Beweis dafür zu enthalten scheint. Nehmen wir sie einstweilen als richtig an, so ist klar, dass diese einfache Erklärung einer sonst recht unklaren Erscheinung eine bedeutende Stütze für die Theorie von der Continuität des Keimplasmas bilden würde. Sie würde vor Allem die Voraussetzung derselben, nämlich die Vereinigung von zwei Nucleoplasmen verschiedner Qualität in ein und demselben Kern gewissermaassen ad oculus demonstriren. Die Theorie hängt gradezu an dieser Annahme, denn wenn die Letztere nicht richtig wäre, so könnte eine Continuität des Keimplasmas in keinem einzigen Fall angenommen werden, auch nicht in jenen einfachsten Fällen der Dipteren, bei welchen die erstgebildeten Zellen der Embryonalentwicklung die Keimzellen sind. Denn auch bei diesen Arten besitzt das Ei ein specifisch histologisches Gepräge, welches einen specifisch differenzirten Kern voraussetzt. Man müsste also dann annehmen, dass das unverändert vom Furchungskern übernommene Keimplasma der neugebildeten Keimzellen sich sofort in toto in ein ovogenes Kernplasma umwandle, um dann später, wenn das Ei fertig ist, wieder in Keimplasma zurückverwandelt zu werden. Es wäre dabei durchaus nicht abzusehen, warum zu dieser Rückverwandlung eine Ausstossung eines Theiles der Kernsubstanz nöthig ist.

Meine Annahme ist jedenfalls die einfachere, insofern ich nur eine einmalige Umwandlung eines Theiles des Keim-

plasmas zu ovogenem Kernplasma anzunehmen brauche, nicht aber die so unwahrscheinliche Rückverwandlung in Keimplasma. Das ovogene Kernplasma muss ganz andere Eigenschaften besitzen, als das Keimplasma, es neigt vor Allem nicht zur Theilung, und so werden wir die an und für sich recht auffallende Thatsache besser verstehen können, dass Eizellen sich nicht mehr durch Theilung vermehren, sobald sie einmal ihre specifische Structur angenommen haben, d. h. sobald sie vom ovogenen Kernplasma beherrscht werden. Die Neigung zur Kerntheilung und damit auch zur Zelltheilung tritt erst dann ein, wenn das gegenseitige Verhältniss der beiden Nucleoplasma-Arten des Keimbläschens sich bis zu einem bestimmten Grad verändert hat. Diese Veränderung fällt zusammen mit dem Erreichen der Maximalgrösse des Eizellkörpers. Strasburger, gestützt auf seine Beobachtungen an Spirogyra, lässt den Anstoss zur Zelltheilung freilich vom Zellkörper selbst ausgehen, allein die sogenannten Attractions-Centren an den Polen der Kernspindel entstehen doch augenscheinlich unter dem Einfluss des Kernes selbst. möchten sie auch wirklich ganz aus Zellplasma bestehen. Doch ist auch dieser Punkt noch nicht entschieden, und man darf wohl vermuthen, dass das sogenannte „Polkörperchen" der Spindel (Fol) vom Kern herstammt, wenn es auch ausserhalb der Kernmembran auftritt. Hier ist noch Vieles zweifelhaft, und man muss mit weiter gehenden Schlüssen zurückhalten, bis es gelungen sein wird, das Dunkel zu erhellen, in welches die innern Vorgänge der indirekten Kerntheilung trotz der Bemühungen so vortrefflicher Beobachter zur Zeit noch gehüllt sind. Wissen wir doch noch nicht einmal sicher, ob die chromatische, oder die achromatische Substanz des Kernfadens das eigentliche Idioplasma ist. Soviel aber wird man auch jetzt schon, bevor noch diese Verhältnisse ganz aufgeklärt sind, sagen dürfen, dass die Zelle unter dem Einfluss gewisser Kernzustände in Theilung tritt, mögen auch diese Zustände erst manifest werden, nachdem die Theilung der Zelle bereits begonnen hat.

Ich schreite nun dazu, meine Hypothese von der Bedeutung der Richtungskörper-Bildung an den bis jetzt bekannten Thatsachen zu prüfen.

Wenn die Ausstossung der Richtungskörper die Entfernung des ovogenen Kernplasmas der specifischen histologisch differenzirten Eizelle bedeutet, so muss man erwarten, bei allen Arten Richtungskörper auftreten zu sehen, es sei denn, die Eizelle habe irgendwo einen ganz primitiven histologisch undifferenzirten Charakter beibehalten. Ueberall also, wo sie durch besondere Grösse, Beschaffenheit ihres Zellkörpers, Beimengung von Deutoplasma-Theilen, Schalenbildung den Charakter einer specialisirten Gewebezelle annimmt, muss sie auch ovogenes Kernplasma enthalten und muss dieses entfernt werden, wenn das Keimplasma die Herrschaft über die Eizelle gewinnen soll. Es muss dabei gleichgültig sein, ob die Eizelle befruchtet wird oder nicht.

Gehen wir die Metazoen auf diese Punkte hin durch, so sind die Richtungskörper bei den Spongien noch nicht gefunden, was indessen kein Beweis ihres wirklichen Fehlens sein möchte.[1]) Einmal ist wohl noch nie ernstlich nach ihnen gesucht worden, und dann werden sie vielleicht auch schwer nachzuweisen sein, da die Eizellen hier lange Zeit frei im Mesodermgewebe liegen und sogar umherkriechen. Man sollte allerdings vermuthen, dass die Bildung der Richtungskörper hier, wie sonst überall erst mit der völligen Reife des Eies eintrete, also zu einer Zeit, in welcher die Eier bereits vom Schwammgewebe dichter eingehüllt sind. Jedenfalls besitzen die Eier der Spongien, soweit sie bekannt sind, ein so specifisches Gepräge, einen so charakteristischen Zellkörper, oft mit Deutoplasma-Elementen und dem charakteristischen Kern aller thierischen noch wachsenden Eier, dem Keimbläschen, dass man an der Anwesenheit eines specifischen ovogenen Kernplasmas nicht zweifeln, und also auch

[1]) Dieselben sind inzwischen nachgewiesen worden; siehe: Fiedler, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 47.

die Entfernung desselben durch Bildung von Polkörpern erwarten muss.

Bei den übrigen Cölenteraten, bei Würmern und Echinodermen, sowie bei Mollusken sind die Richtungskörperchen nachgewiesen, auch bei einzelnen Crustaceen, nämlich bei Balanus von Hoek und bei Cetochilus septentrionalis von Grobben. Der letztere Fall scheint ganz sicher, der erstere ist angezweifelt worden und ebenso auch der Fall von Moina, bei welcher Daphnide Grobben einen Körper dem in Furchung eintretenden Ei aufgelagert fand, den er als Richtungskörper deutete. Bei Insecten sind bis jetzt Richtungskörper noch nicht nachgewiesen worden und bei Wirbelthieren nur in einzelnen Fällen, so durch Kupffer und Benecke bei Petromyzon.

Es muss der Zukunft überlassen bleiben zu entscheiden, ob nicht in den allerdings grossen Thiergruppen, bei welchen die Ausstossung von Richtungskörperchen noch nicht nachgewiesen ist, diese doch auch vorkommt. Ein Einwurf gegen meine Theorie kann daraus um so weniger abgeleitet werden, als sich im Voraus gar nicht sagen lässt, ob nicht die Entfernung des ovogenen Kernplasma aus dem Ei im Laufe der Phylogenese auch noch auf eine andere, minder auffallende Weise erreichbar wurde. Der Zellkörper der Richtungskörperchen ist bei vielen Eiern so klein, dass es lange gedauert hat, ehe man sich von der Zellnatur dieser Gebilde überzeugen konnte, [1]) und dies möchte wohl darauf hindeuten, dass hier ein phyletischer Reductionsprocess stattgefunden hat, dahin zielend, dem Ei möglichst wenig von seiner Substanz zu rauben. Jedenfalls steht es fest, dass in allen Gruppen der Metazoen das Keimbläschen bei der Reife des Eies Umwandlungen eingeht, die denen, welche bei den Eiern mit Richtungskörperchen zur Bildung dieser Körper führen, durchaus ähnlich sind. Möglich, dass die Natur hier ein ab-

[1]) Van Beneden gesteht ihnen sogar noch in seinem letzten Werke nur den Werth von Kernen zu; a. a. O. p. 394.

gekürztes Verfahren eingeschlagen hat, um zu demselben Ziele zu gelangen.

Ein gewichtiger Einwand dagegen wäre es, wenn bei den männlichen Keimzellen kein der Ausstossung der Polkörper entsprechender Vorgang aufzufinden wäre, denn es leuchtet ein, dass man einen solchen von meinem Standpunkt aus erwarten muss. Die meisten Samenzellen weichen ja so sehr von der gewöhnlichen Gestalt einer „indifferenten", d. h. noch nicht differenzirten Zelle ab, sie sind in hohem Grade histologisch differenzirt und weisen somit ebenso gut auf eine specifische Kernsubstanz hin, als die Dotter abscheidenden Eizellen; auch die meisten Samenzellen sind in diesem Sinne somatische Zellen, d. h. Zellen einer specifischen Gewebsform, und diese ihre charakteristische Form hat Nichts zu thun mit ihrer befruchtenden Eigenschaft, mit ihrer Eigenschaft, Träger von Keimplasma zu sein. So wichtig sie ist, um das Zusammentreffen mit der Eizelle und das Eindringen in dieselbe zu ermöglichen, so wenig hat sie irgend etwas zu schaffen mit der Fähigkeit der Samenzelle, die Eigenschaften der Species und des Individuums auf die folgende Generation zu übertragen. Diejenige Kernsubstanz, deren Molekülarstructur die Zelle bestimmt, die Gestalt des Samenfadens, der Strahlenzelle (Crustaceen), des Bomerang (gewisse Daphniden), oder der Spitzkugel (Nematoden) anzunehmen, kann unmöglich dieselbe sein, welche, copulirt mit dem Eikern, in ihrer Molekülarstructur die Tendenz enthält, ein neues Metazoon aufzubauen nach Art desjenigen, welches die betreffende Samenzelle hervorgebracht hat. Es müssen also auch in der Samenzelle zweierlei Kernplasmen enthalten sein, Keimplasma und spermogenes Kernplasma.

Wir können nun allerdings im Voraus nicht sagen, ob es nicht möglich wäre, dass der Einfluss, den das spermogene Kernplasma auf die Spermazelle ausübt, nicht auch noch auf eine andere Weise eliminirt werden könnte, als durch Entfernung desselben aus der Zelle. Es wäre z. B. denkbar, dass sie aus dem Kern ausgestossen und innerhalb des Zell-

körpers in irgend einer Weise unschädlich gemacht werden könnte. Wir wissen ja über die innern Vorbedingungen der Kerntheilung noch Nichts, und es war eine blosse, vorläufig noch nicht auf Thatsachen zu stützende Vermuthung, wenn ich oben das Keimplasma in der wachsenden Eizelle in geringerer Menge dem Kern beigemischt sein liess, als das ovogene Plasma; wenn ich annahm, das Keimplasma vermehre sich dann allmälig stärker, und es steigere sich mit der erreichten Maximalgrösse des Eies eben durch die Verschiebung ihres Massen-Verhältnisses der Gegensatz zwischen den beiden differenten Kernplasma-Arten derart, dass die Trennung derselben, d. h. die Kerntheilung, eintrete. Allein wenn wir auch nicht im Stande sind, die verschiedenen Arten von Nucleoplasma optisch zu unterscheiden, welche in einem Kernfaden vereinigt sein können, so ist doch jedenfalls diese Annahme, dass die Wirkung jeder Plasma-Art in direktem Verhältniss zu ihrer Masse stehe, die nächstliegende und natürlichste. Die Tendenz des Keimplasmas, welches im Keimbläschen enthalten ist, kann sich nicht geltend machen, solange neben ihr ein Uebergewicht ovogenen Plasmas vorhanden ist. Man wird sich vorstellen müssen, dass die Wirkungen der beiden verschiedenen Plasma-Arten sich zu einer Resultante vereinigen; sobald indessen ihr Einfluss auf die Zelle ein nahezu entgegengesetzter ist, wird nur die stärkere Plasma-Art zur Geltung kommen, die aber dann an Masse um so mehr der andern überlegen sein muss, als ein Theil davon durch die entgegengesetzt wirkende Plasma-Art gewissermaassen neutralisirt ist. Daraus liesse sich etwa ableiten, weshalb das ovogene Plasma des Keimbläschens so bedeutend dem Keimplasma an Masse überlegen ist. Denn offenbar haben diese beiden Nucleoplasma-Arten wenigstens in Bezug auf einen Punkt ihrer Wirkungen entgegengesetzte Tendenzen. Das Keimplasma strebt der Theilung der Zelle in die beiden ersten Furchungskugeln zu, das ovogene Plasma aber enthält die Tendenz zum Wachsthum des Zellkörpers ohne Theilung. So wird das Keimplasma erst dann zur Geltung

kommen und sich des ovogenen Plasmas entledigen können, wenn es bis zu einer gewissen Masse herangewachsen ist und nun in einem bestimmten Massenverhältniss jenem gegenübertreten kann.

Ueberträgt man nun diese Vorstellungen auf die Samenzellen, so wird man versuchen müssen, auch hier die Ausstossung eines Theils der Kernsubstanz, des dem ovogenen Plasma entsprechenden spermogenen nachzuweisen.

Soweit wir nach den bis heute klar erkannten Verhältnissen schliessen können, liegen solche Vorgänge auch in der That vielfach vor, wenn sie sich auch ganz anders ausnehmen, als bei der Eizelle, und einer gleich sicheren Deutung noch nicht fähig sind.

Es ist bereits von jenen Forschern, welche in der Ausstossung der Richtungskörperchen des Eies die Entfernung des männlichen Elementes und die Herstellung einer sexuellen Differenzirung erblicken, der Versuch gemacht worden, den verlangten Nachweis zu führen, denn auch ihre Theorie erheischt die Entfernung eines Theils der Kernsubstanz bei der reifenden männlichen Keimzelle. So sollen nach Ed. van Beneden und Ch. Julin die Zellen, welche die Spermatogonien (Mutterzellen der Samenzellen) bei Ascaris erzeugen, Elemente ihrer Kernplatte ausstossen, ein Vorgang, der freilich bis jetzt noch an keinem andern Thier gesehen und auch hier natürlich nur erschlossen, nicht beobachtet wurde. Ueberdies besitzen die Samenbildner zur Zeit dieser Ausstossung noch nicht die specifische Form der spitzkugelförmigen Samenzellen, und man müsste doch erwarten, dass das somatische Kernplasma erst dann entfernt würde, wenn seine Rolle beendet, d. h. wenn die specifische Gestalt der Samenzelle erreicht wäre. Eher würde man jene Kerne der Spermatoblasten (Mutterzellen der Samenzellen) in diesem Sinn in Anspruch nehmen können, von denen schon lange bekannt ist, dass sie nicht in die Bildung der Samenzellkerne aufgehen, sondern zum grössten Theil an der Basis der Samenbildnerin liegen bleiben und nach Reifung und Austritt der Samenzellen zu

Grunde gehen. Hier würde auch der Einfluss dieser Kerne auf die Ausbildung der specifischen Samenzellenform nicht gradezu unmöglich erscheinen, da diese in Gestalt bündelweise zusammenliegender Samenfäden im Innern der Mutterzelle entstehen und sich ausbilden.

Zu Grunde gehende Theile der Samen-Mutterzellen sind schon bei vielen Thiergruppen nachgewiesen, bei Selachiern, beim Frosch, bei manchen Würmern und Schnecken, und auch bei Säugethieren (Blomfield), man hat nur bisher die Aufmerksamkeit mehr auf den in die Samenzellbildung nicht übergehenden Theil des Zellkörpers, als auf den Kern gerichtet, und der Nachweis, dass überall auch ein Kerntheil dabei übrig bleibt, fehlt noch für manche dieser Fälle. Erneute Untersuchungen müssen darüber Aufschluss geben, ob das Zugrundegehen des Kerns der Samen-Mutterzelle eine allgemeine Erscheinung ist, und ob dort, wo solche Mutterzellen nicht vorkommen, in andrer Form ein Theil des Kerns unschädlich gemacht wird. Vielleicht dürfte man übrigens eher noch daran denken, dass der zuerst von Lavalette St. George beschriebene und bei vielen Thieren verschiedenster Klassen gesehene Nebenkern der Samenzellen das Analogon eines Richtungskörperchens sei. Allerdings hält man jetzt diesen sogenannten „Nebenkern" für eine Verdichtung des Zellkörpers. Wenn man aber erwägt, dass der Streit sich bisher darum drehte, ob der Kern der Zelle zum Kopf des Spermatozoons werde, oder aber jener Nebenkern, so hatten die Beobachter, welche Ersteres für richtig hielten, kaum eine andre Wahl, als den Nebenkern für ein Produkt des Zellkörpers zu erklären. Nun ist es aber nach den neuesten Erfahrungen von Fol[1]), Roule[2]), Balbiani[3]) und

[1]) Fol, „Sur l'origine des cellules du follicule et de l'ovule chez les Ascidies". Compt. rend. 28 mai 1883.

[2]) Roule, „La structure de l'ovaire et la formation des œufs chez les Phallusiadées". Compt. rend. 9 avril 1883.

[3]) Balbiani, „Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'œuf chez les Géophiles". Zool. Anz. 1883, Nr. 155 u. 156.

Will[1]) über die Bildung des Eifollikelepithels bei verschiedenen Gruppen nicht unwahrscheinlich, dass Kerntheile sich vom Hauptkern loslösen können, ohne den umständlichen Process der Karyokinese durchzumachen. Es könnte also sehr wohl sein, dass der Nebenkern eine abgeschnürte Parthie des Hauptkerns wäre und keine „verdichtete“ Zellsubstanz. Sein Verhalten gegen Farbstoffe spricht dafür, und die Meinung, dass er aus Zellsubstanz entstehe, beruht nicht etwa auf direkter Beobachtung. So werden auch hier nur neue Untersuchungen darüber entscheiden können, ob in diesem Nebenkern etwa das vom Kern ausgestossene spermogene Nucleoplasma gesehen werden darf. Freilich bliebe auch dann immer noch zu erklären, warum die doch immer noch im Zellkörper befindliche Kernsubstanz keine bestimmende Wirkung mehr auf denselben ausübt.

Für die Pflanzen hat Strasburger kürzlich eine grosse Zahl von Fällen aus verschiedenen Gruppen aufgeführt, bei welchen ähnliche Vorgänge wie die Ausstossung der Richtungskörper die Reifung der Keimzelle begleiten, und zwar sowohl bei männlichen, als bei weiblichen Keimzellen. Eine überraschende Aehnlichkeit damit haben die Vorgänge im Pollenkorn der Phanerogamen. Hier — z. B. bei der Lärche — theilt sich die Mutterzelle der eigentlichen Spermazelle drei Mal nacheinander und zwar in sehr ungleiche Hälften, und die drei kleinen und bald vollständig schrumpfenden, sogen. „vegetativen“ Zellen spielen, nachdem sie losgetrennt sind, keinerlei physiologische Rolle mehr, ganz wie die Richtungskörper. Auch die sogenannte „Bauchkanalzelle“, welche sich von der weiblichen Keimzelle der Archegoniaten und Coniferen abspaltet, „erinnert“ nach Strasburger durchaus an die Richtungskörper der thierischen Eier. Ferner werfen die Spermatozoiden der Archegoniaten bei ihrem Ausschwärmen ein Bläschen ab, bevor sie zur Ausübung ihrer Funktion ge-

[1]) Will, „Ueber die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien und Insekten“. Zool. Anz. 1884, Nr. 167, 168.

langen u. s. f. Dagegen sollen „Richtungskörperchen“ bei den den Coniferen nahe stehenden Cycadeen fehlen, und auch bei den Eiern der „Angiospermen“ ist bis jetzt kein Vorgang bekannt, der sich mit der Bildung von Richtungskörpern vergleichen liesse. Strasburger schliesst daraus, dass die Abtrennung gewisser Theile von den Keimzellen nicht überall zu ihrer Reifung nothwendig sei, dass wir somit in den betreffenden Erscheinungen keine fundamentalen Vorgänge, wie etwa die Befruchtung selbst, zu sehen haben, die überall auf derselben „morphologischen Grundlage“ abläuft, sondern Vorgänge, die nur für die Keimzellen bestimmter Organismen erforderlich sind, „um die für den Geschlechtsakt bestimmten Zellkerne in den hierzu nothwendigen physiologischen Zustand“ zu versetzen.

Ich möchte aber die Vermuthung, dass die Ausstossung des histogenen Theils der Kernsubstanz bei Reifung der Keimzellen ein auch bei Pflanzen allgemeiner, weil fundamentaler Vorgang ist, nicht desshalb aufgeben, weil derselbe noch nicht überall klar vorliegt. Der „Embryosack“ der Angiospermen ist ein so zusammengesetztes Gebilde, dass es mir mit Strasburger „wohl denkbar“ erscheint, „dass Vorgänge, welche der Anlage des Eies vorausgehen, schon in Beziehung zu der geschlechtlichen Ausbildung des Eikerns stehen“. Uebrigens würde es auch denkbar sein, dass eine pflanzliche Eizelle so einfach und so wenig histologisch specialisirt wäre, dass sie gar kein specifisches, histogenes Kernplasma zu enthalten brauchte, dass sie vielmehr von ihrem Ursprung an nur Keimplasma enthielte. Dann könnte natürlich auch ihre Reifung nicht mit einer Aussonderung somatischen Kernplasmas verbunden sein.

Ich habe bisher ganz von der Möglichkeit abgesehen, dass der Vorgang der Richtungskörperchen-Bildung vielleicht eine ganz andere, nämlich eine rein morphologische Deutung verlangt. In früherer Zeit konnte man wohl in ihm hauptsächlich nur eine phyletische Reminiscenz sehen, den letzten und physiologisch bedeutungslosen Rest eines

ehemals bedeutungsvollen Vorgangs. Man wird auch heute noch zugeben müssen, dass besonders bei den ächten Richtungskörperchen der thierischen Eier ein Akt vorkommt, der seine Erklärung in der physiologischen Bedeutung des Vorgangs nicht wohl haben kann; ich meine die abermalige Theilung der bereits vom Ei abgetrennten Richtungskörper. Bei vielen Arten entstehen aus den beiden vom Ei ausgestossenen Richtungskörpern durch Theilung eines jeden derselben vier, und diese besitzen häufig — so z. B. bei den von Trinchese beobachteten Nacktschnecken — vollkommen deutlich den Bau einer Zelle. Allein einmal ist diese abermalige Theilung nicht überall die Regel, und dann ist es doch überaus unwahrscheinlich, dass ein Vorgang, der im ersten Stadium der Ontogenese oder eigentlich noch vor diesem, sich abspielt, der also auf ungemein alte phyletische Stadien zurückweisen müsste, sich bis heute erhalten haben sollte, falls er nicht eine ganz hervorragende physiologische Bedeutung hätte. Als physiologisch bedeutungsloser Vorgang würde er längst verschwunden sein, das dürfen wir mit aller Bestimmtheit sagen, gestützt auf unsre Erfahrungen über das allmälige, allerdings sehr langsame, aber doch auch ganz sichere Verschwinden bedeutungslos gewordener Theile und Vorgänge im Laufe der Phylogenese. Wir müssen desshalb ohne allen Zweifel den Vorgang der Richtungskörperchen-Bildung für einen physiologisch höchst bedeutungsvollen halten. Das schliesst aber nicht aus, dass er nicht auch eine morphologische Wurzel haben könne, und ich bin weit entfernt, Versuche, eine solche nachzuweisen, wie sie z. B. kürzlich von Bütschli[1]) angestellt wurden, für unberechtigt zu halten.

Sollte es sich bestätigen, dass wir in der Ausstossung der Richtungskörper die Entfernung des histogenen Nucleoplasmas der Keimzelle zu sehen haben, so würde darin zu-

[1]) Bütschli, „Gedanken über die morphologische Bedeutung der sogen. Richtungskörperchen". Biolog. Centralblatt, Bd. VI, p. 5. 1884.

gleich eine weitere Bestätigung der mit der Theorie von der Continuität des Keimplasmas eng zusammenhängenden Ansicht liegen, dass eine Rückbildung specialisirten Idioplasmas zu Keimplasma nicht vorkommt. Denn die Natur gibt keinen organisirten Stoff verloren, wenn er noch verwerthbar wäre; er wird preisgegeben, weil er nur höchstens noch als Nahrung (durch Resorption), nicht aber als lebendige Substanz verwerthbar ist.

III.

ÜBER DAS WESEN DER PARTHENOGENESE.

Wie bekannt, ist die Bildung der Richtungskörper von verschiedner Seite mit der Sexualität der Keimzellen in Verbindung gebracht und zu einer Erklärung der Parthenogenese benutzt worden. Es sei mir gestattet, hier darzulegen, welche Ansicht über das Wesen der Parthenogenese sich mir unter dem Einfluss der vorausgeschickten Anschauungen entwickelt hat.

Von den verschiednen Deutungen der Parthenogenese, welche bisher aufgetaucht sind, leuchtet vor allen die von Minot und Balfour aufgestellte Hypothese durch ihre Einfachheit und Klarheit hervor. Sie ergibt sich in der That in ungezwungener Weise und beinahe von selbst, sobald die Annahme dieser Forscher richtig ist, dass das Richtungskörperchen der männliche Theil der vorher zwittrigen Eizelle sei. Ein Ei, welches seine männliche Hälfte verloren hat, kann sich nicht zum Embryo entwickeln, es sei denn, es erhalte durch Befruchtung eine neue männliche Hälfte wieder. Umgekehrt wird ein Ei, welches seine männliche Hälfte nicht ausstösst, sich ohne Befruchtung entwickeln können, und so wird man auf diesem Wege ganz einfach zu dem Schluss geführt, dass die Parthenogenese auf der Nichtausstossung

von Richtungskörpern beruhe. Balfour sprach es gradezu aus, dass „die Funktion des Eies, Richtungskörper zu bilden, ausdrücklich von ihm angenommen worden sei, um Parthenogenesis zu verhüten“ (a. a. O. p. 74).

Ich kann natürlich diese Ansicht nicht theilen, da ich in der Ausstossung der Richtungskörper nur die Entfernung des ovogenen Kernplasmas sehe, welches die histologische Ausbildung der specifischen Eizellen-Structur bedingte. Ich muss annehmen, dass die Reifungsvorgänge beim parthenogenetischen Ei genau dieselben sind, wie beim befruchtungsbedürftigen, dass bei beiden das ovogene Kernplasma in irgend einer Weise beseitigt werden muss, ehe die Embryonal-Entwicklung beginnen kann.

Leider liegt die thatsächliche Basis für diese Annahme noch nicht so vollständig vor, als es zu wünschen wäre, vor Allem sind wir immer noch im Unklaren, ob bei parthenogenetischen Eiern Richtungskörper ausgestossen werden, oder nicht, denn es liegt noch kein Fall vor, in dem dies mit voller Sicherheit constatirt wäre. Freilich liefert dieser Mangel auch der gegnerischen Seite keine Stütze, denn die Arten, deren parthenogenetische Eier keine Richtungskörper bislang erkennen liessen, sind alle solche, bei deren befruchtungsbedürftigen Eiern ebenfalls noch keine Richtungskörper gesehen wurden. Trotzdem nun aber dieser Punkt der Ausstossung von Richtungskörperchen bei Parthenogenese noch dunkel ist, so muss doch soviel als nahezu sicher gelten, dass die Reifungserscheinungen thierischer Eier — mögen sie nun mit Ausstossung von Richtungskörperchen verbunden sein, oder nicht — gleich sind bei den parthenogenetischen und den befruchtungsfähigen Eiern ein und derselben Art. Das geht, wie mir scheint, vor Allem aus den später noch genauer zu besprechenden Fortpflanzungserscheinungen der Bienen hervor, bei welchen nachweislich dasselbe Ei entweder befruchtet werden, oder sich parthenogenetisch entwickeln kann.

Wenn wir also sehen, dass die Eier mancher Arten die

Fähigkeit besitzen, sich auch ohne Befruchtung zu entwickeln, die andrer Arten aber nicht, so muss der Unterschied zwischen beiderlei Eiern in etwas Anderm liegen, als in der Art der Umwandlung des Keimbläschens zum Eikern. Es gibt aber auch Thatsachen, die bestimmt darauf hinweisen, dass er in Verhältnissen liegen muss, die Schwankungen unterworfen sind, bei denen ein Mehr oder Weniger vorkommt, kurz, dass er in quantitativen, nicht in qualitativen Verhältnissen seinen Grund hat. Eine ganze Reihe von Insecten pflanzen sich ausnahmsweise auch parthenogenetisch fort, so manche Schmetterlinge, und zwar niemals in der Weise, dass alle Eier, welche ein unbegattetes Weibchen legt, sich entwickeln würden, sondern so, dass ein Theil, und zwar meist ein sehr kleiner Theil sich entwickelt, die andern aber absterben. Unter letzteren finden sich dann auch solche, welche zwar die Embryonal-Entwicklung beginnen, ohne sie aber durchführen zu können, und zwar ist die Stufe, auf welcher die Entwicklung stehen bleibt, eine verschiedne. Auch von den Eiern höherer Thiere ist es bekannt, dass sie, obgleich nicht befruchtet, dennoch die ersten Furchungsphasen durchlaufen können. Dies zeigte Leuckart [1]) am Froschei, Oellacher [2]) am Hühnerei und Hensen [3]) sogar am Säugethierei.

Es mangelt also in solchen Fällen nicht am Impuls, am Anstoss zur Entwicklung, wohl aber an der Kraft zu ihrer Durchführung. Da nun alle Kraft an Materie gebunden ist, so schliesse ich, dass hier zu wenig von jener Materie vorhanden ist, deren beherrschende Organisation den Aufbau des Embryos durch Umwandlung blossen Nährplasmas zu Stande bringt. Diese Substanz ist aber das Keimplasma des Furchungskerns. Ich nahm oben an, dass sich dieses

---

[1]) R. Leuckart in Artikel „Zeugung“ in R. Wagner's Handwb. der Physiol. 1853, Bd. 4, p. 958.

[2]) Oellacher, „Die Veränderungen des unbefruchteten Keims des Hühncheneies“. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 22, p. 181. 1872.

[3]) Hensen, Centralblatt 1869, Nr. 26.

Keimplasma im Laufe der Ontogenese aus sich selbst heraus verändere, indem bei ausreichender Ernährung durch das Zellplasma aus jedem vorhergehenden Zustand der nachfolgende mit Nothwendigkeit hervorgehe. Ich denke mir die Sache so, dass bei jeder Zelltheilung während des Aufbaues des Embryos Veränderungen in der Beschaffenheit des Kernplasmas eintreten und zwar entweder in beiden Kernhälften die gleichen, oder auch verschiedenartige. Es bilden sich dann also — wenn wir jetzt von der geringen Menge unveränderten Keimplasmas absehen, welches für die Bildung der Keimzellen reservirt wird — eine grosse Menge verschiedner Entwicklungsstufen des somatischen Kernplasmas, welche man mit 1, 2, 3, 4 bis n bezeichnen könnte, von denen jede um so verschiedenartigere Zellen enthält, je weiter die Entwicklung voranschreitet, je höher die erreichte Stufe ist. So würden also z. B. die beiden ersten Furchungskugeln die erste Stufe des somatischen Kernplasmas darstellen, eine Stufe, die sich ihrer Molekülarstructur nach noch nicht bedeutend vom Kernplasma des Furchungskerns unterscheiden wird; die vier ersten Furchungskugeln würden die zweite Stufe darstellen, die acht ersten die dritte u. s. w. Es ist klar, dass die Molekülarstructur des Kernplasmas mit jeder neuen Stufe sich weiter von derjenigen des Keimplasmas entfernen muss, und dass gleichzeitig die Zellen jeder Stufe unter sich in der Molekülarstructur ihres Kernplasmas weiter auseinanderweichen müssen. Im Anfang der Entwicklung wird jede Zelle ihr eigenartiges Kernplasma besitzen müssen, da ihre weiteren Entwicklungswege eigenartige sind, erst in späteren Stadien kommt es dann auch zur massenhaften Bildung ganz oder doch nahezu gleichartiger Zellen, bei denen auch das gleiche Kernplasma vorausgesetzt werden muss.

Wenn wir nun die Annahme machen dürften, dass zur Durchführung dieses ganzen Processes der ontogenetischen Differenzirung des Keimplasmas eine bestimmte Menge desselben im Furchungskern enthalten sein müsse, und ferner, dass die Menge des im Furchungskern enthaltenen

Keimplasmas Schwankungen unterliege, so würden wir verstehen, warum das eine Ei gar nicht anders als nach Befruchtung in Entwicklung tritt, ein anderes zwar die Entwicklung beginnt, aber nicht vollenden kann, während ein drittes sie vollständig durchführt. Wir würden auch verstehen, warum das eine Ei nur die ersten Phasen der Furchung durchläuft und dann stehen bleibt, das andere noch einige Schritte weiter vorwärts macht, das dritte fast bis zur Vollendung des Embryos sich entwickelt. Es würde dies eben davon abhängen, wie weit das Ei mit dem Keimplasma reicht, welches ihm bei Beginn der Entwicklung zur Verfügung stand; die Entwicklung müsste still stehen, sobald das Nucleoplasma nicht mehr im Stande wäre, die folgende Stufe aus sich hervorgehen zu lassen, in die folgende Kerntheilung einzutreten.

Von allgemeinen Gesichtspunkten aus würde diese Theorie viel leisten können, weil es durch sie möglich würde, die phyletische Entstehung der Parthenogenesis zu erklären und sich eine Vorstellung davon zu machen, wie das sonderbare, oft scheinbar abrupte und willkürliche Vorkommen derselben etwa zu verstehen ist. Ich habe schon in meinen Daphniden-Arbeiten betont, dass die Parthenogenesis der Insecten und Crustaceen jedenfalls nichts Ursprüngliches, von jeher durch Vererbung Ueberliefertes ist, sondern eine erworbene Einrichtung. Wie könnten wir auch sonst sie bei naheverwandten Arten oder Gattungen vorfinden oder vermissen, und sie bei Weibchen beobachten, die den gesammten Begattungsapparat besitzen und bei denen doch die Männchen vollkommen fehlen. Ich will nicht alle die Gründe wiederholen, mit denen ich damals schon diesen Satz zu beweisen suchte[1]); grade bei Daphniden lässt es sich mit grosser Sicherheit schon desshalb erschliessen, weil die Vorfahrengruppe derselben, die Phyllopoden und speciell die Esteriden noch heute leben, und weil diese keine Parthenogenese besitzen, wie denn überhaupt bei

---

[1]) Weismann, „Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden". Leipzig 1876—79, Abhandlung VII u. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXIII.

den Daphniden die ganze phyletische Entstehung der Parthenogenese in ihrem Verlauf und ihren Motiven klarer vorliegt, als irgendwo anders. Man gewinnt dabei noch entschiedner als bei andern Gruppen — die Blattläuse etwa ausgenommen — die Ueberzeugung, dass die Parthenogenese eine Einrichtung ist, die für gewisse Lebensbedingungen einer Art äusserst vortheilhaft, nur dann und nur insoweit angenommen wird, als sie nützlich ist; und weiter, dass mindestens in dieser Ordnung die Einrichtung der Parthenogenese bei jeder Art möglich war und angenommen werden konnte, sobald sie nützlich wurde. Dies würde sich leicht verstehen lassen, wenn nur ein Plus von Keimplasma dazu gehörte, um ein Ei ohne Befruchtung zur Entwicklung fähig zu machen.

Untersuchen wir nun die Grundlagen dieser Hypothese, so wird der eine Theil der Voraussetzungen, dass nämlich Schwankungen in der Menge des Keimplasmas des Furchungskerns vorkommen, ohne Weiteres als richtig angenommen werden dürfen, da es überhaupt keine absolute Gleichheit bei irgend einem Theil verschiedner Individuen gibt; sobald also diese Schwankungen so gross vorkommen, dass Parthenogenese eintritt, so wird durch Selection dieselbe zur herrschenden Fortpflanzungsform der Art, oder gewisser Generationen der Art erhoben werden können. Es fragt sich nur, ob die Vorstellung, dass die Masse des im Furchungskern enthaltenen Keimplasmas den Ausschlag gibt, richtig ist, oder für jetzt, ob sie sich bis zu gewissem Grad wahrscheinlich machen lässt und nicht im Widerstreit steht mit Thatsachen.

Auf den ersten Blick scheint diese Annahme auf Schwierigkeiten zu stossen; man wird einwerfen, dass der Eintritt und die Durchführung der Embryobildung unmöglich von der Masse des Nucleoplasmas im Furchungskern abhängen könne, da dieselbe doch jeden Augenblick durch Wachsthum vermehrt werden kann? Wir sehen bekanntlich die Kernsubstanz während der Embryobildung in ausserordentlichem Maasse und mit erstaunlicher Raschheit sich vermehren; eine un-

gefähre Berechnung ergab mir[1]) z. B., dass im Ei einer Gallwespe die Kernmasse im Beginn der Keimhautbildung und der Anwesenheit von 26 Kernen schon das Siebenfache der Masse des Furchungskerns enthalten ist. Wie sollte es nun da denkbar sein, dass die Embryobildung aus Mangel an Kernsubstanz je stille stünde, und wenn dies der Fall wäre, wie konnte sie da überhaupt beginnen? Man könnte denken, wenn überhaupt Keimplasma in genügender Menge vorhanden ist, um die Furchung einzuleiten, dann muss es auch ausreichen, um die Entwicklung durchzuführen, denn es wächst ja unausgesetzt und müsste also stets auf der Höhe bleiben können, die es zu Anfang besass, und die eben grade genügte, um die folgende Theilung einzuleiten; wenn aber auf jeder ontogenetischen Stufe die Masse des Kernplasmas grade genügt, um die folgende Stufe zu erreichen, dann müsste die gesammte Ontogonese nothwendig vollendet werden.

Der Fehler in dieser Deduction liegt darin, dass sie das Wachsthum der Kernsubstanz als unbegrenzt und unbedingt voraussetzt. Das ist sie aber nicht; vielmehr hängt die Intensität des Wachsthums, abgesehen von der Qualität des Kerns und von der Ernährung, die wir als gleich annehmen wollen, jedenfalls auch von der Quantität der Kernsubstanz ab, mit welcher Wachsthum und Theilungsvorgänge beginnen. Es muss ein Optimum der Quantität geben, bei welchem das Kernwachsthum am raschesten und leichtesten vor sich geht, und dieses wird eben mit der Normalgrösse des Furchungskerns gegeben sein. Diese Grösse genügt grade, um in bestimmter Zeit und unter bestimmten äussern Bedingungen die zum Aufbau des Embryos nöthige Kernsubstanz zu erzeugen und die lange Reihe von Zelltheilungen hervorzurufen. Ist der Furchungskern kleiner, aber doch gross genug, um in Theilung zu treten, so werden die Kerne der zwei ersten Embryonalzellen noch um etwas mehr hinter ihrer normalen

---

[1]) Weismann, „Beiträge zur Kenntniss der ersten Entwicklungsvorgänge im Insektenei". Bonn 1882, p. 106.

Grösse zurückbleiben, weil eben wegen zu geringer Grösse des Furchungskerns das Wachsthum desselben während und nach der Theilung ein minder rasches sein wird. Da nun aber die Kerne während der Embryobildung nicht in den Ruhezustand gelangen, vielmehr sofort wieder zur Theilung schreiten, so müssen sie in diesem Fall immer mehr und mehr hinter der normalen Grösse des betreffenden Stadiums zurückbleiben; ihr Wachsthum muss immer weniger intensiv werden, je weiter sie hinter dem Optimum der Grösse zurückbleiben. Schliesslich muss ein Zeitpunkt eintreten, in welchem sie zur Theilung überhaupt nicht mehr im Stande sind, oder doch wenigstens den Zellkörper nicht mehr so beherrschen, dass sie ihn zur Theilung zwingen können.

Der erste entscheidende Zeitpunkt für die Embryonalentwicklung ist die Reife des Eies, die Umwandlung des Keimbläschens zur Richtungsspindel und die Beseitigung des ovogenen Kernplasmas durch die Abschnürung der Richtungskörperchen, oder einen analogen Vorgang. Das Eintreten dieses Vorgangs selbst muss seine Ursache haben, und ich suchte oben schon zu zeigen, dass sie in dem Massenverhältniss liegen kann, welches sich bis zu diesem Moment zwischen den beiderlei Plasmaarten des Keimbläschens ausgebildet hat. Ich denke mir, dass die zuerst geringe Menge des Keimplasmas allmälig so herangewachsen ist, dass sie nun zum ovogenen Plasma in Gegensatz treten kann. Ich will das nicht weiter ausführen, da der Thatsachenboden dazu nicht ausreicht, dass aber überhaupt ein Gegensatz der Kräfte bei der Kerntheilung sich einstellt und die bewegende Ursache der Theilung ist, das lehrt der Augenschein, und Roux[1]) kann sehr wohl im Recht sein, wenn er diesen Gegensatz auf elektrische Kräfte bezieht. Mag dem aber sein, wie ihm will, das Eine ist nicht zu bezweifeln, dass die Entwicklung dieses Gegenstandes auf innern Zuständen des Kerns selbst, wie sie

[1]) W. Roux, „Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren". Leipzig 1883.

sich während des Wachsthums ausbilden, beruht. Es kann nicht allein von der Masse des Kernfadens abhängen, ob der Kern in Theilung eintritt oder nicht, sonst könnten nicht zwei Theilungen unmittelbar aufeinander folgen, wie es doch grade bei der Abschnürung der beiden Richtungskörperchen der Fall ist, und ebenso bei den nachträglichen Theilungen der bereits abgelösten Richtungskörper. Es müssen innere Zustände des Kerns neben seinem Masseverhältniss dabei eine wesentliche Rolle spielen, die Masse allein nöthigt noch nicht zur Kerntheilung, sonst würde das Keimbläschen sich lange vor der Reifung des Eies theilen, da es ja viel mehr Nucleoplasma enthält, also z. B. der nach Ausstossung der beiden Richtungskörper zurückbleibende Eikern, der doch in den meisten Fällen zu weiteren Theilungen unfähig ist. Dass aber auf der andern Seite auch die Masse dabei eine wesentliche Rolle spielt, zeigt der sofortige Eintritt des durch Copulation des Ei- und Spermakerns gebildete Furchungskern. Man hat sich wohl die Wirkung der Befruchtung nach Analogie des Funkens vorgestellt, der in ein Pulverfass fällt: die Masse explodirt, d. h. die Furchung beginnt; es werden auch heute noch Manche dazu neigen, den polaren Gegensatz, der sich durch Kerntheilung unmittelbar nach dem Moment der Befruchtung kundgibt, auf den Gegensatz des Weiblichen und Männlichen zu beziehen. Dem muss aber ganz bestimmt entgegengehalten werden, dass der polare Gegensatz bei jeder Kerntheilung nach den bedeutungsvollen Entdeckungen Flemming's und van Beneden's nicht in der Gegenüberstellung männlicher und weiblicher Kernschleifen, sondern in der Gegenüberstellung und gegenseitigen Abstossung der beiden Hälften derselben Kernschleifen beruht. Die Schleifen des Vaters und der Mutter bleiben beisammen durch die ganze Ontogenese hindurch.

Was kann es nun also sein, was die Kerntheilung nach der Befruchtung hervorruft, und was fehlt, dass sie ohne diese in den meisten Fällen nicht eintritt? Es gibt nur eine Möglichkeit, nämlich die plötzlich durch die Copulation

aufs Doppelte angewachsene Masse des Kerns. In der Differenz des väterlichen und mütterlichen Kerns kann der Grund nicht liegen, möchte dieselbe auch von einer uns gänzlich unbekannten und verborgenen Natur sein, weil eben die Polarität sich nicht zwischen der väterlichen und mütterlichen, sondern innerhalb jeder väterlichen und mütterlichen Kernhälfte entwickelt. Wir sind also genöthigt zu schliessen, dass die Vermehrung der Masse des Kerns den Anstoss zur Theilung gibt, zu welcher die Disposition schon vorher vorhanden war. Mir scheinen auch dieser Annahme theoretische Schwierigkeiten nicht entgegenzustehen, vielmehr ist es eine naheliegende Vermuthung, dass neben innern Verhältnissen des Kerns vor Allem sein Massenverhältniss zu dem des Zellkörpers in Betracht kommt. Es ist denkbar oder vielleicht sogar wahrscheinlich, dass der Kern zur Theilung schreitet, sobald seine wirksame Substanz eine gewisse Mächtigkeit erreicht hat, unbeschadet der oben gemachten Annahme, dass gewisse innere Zustände der Kernsubstanz selbst vorhanden sein müssen, damit Theilung eintreten könne. Diese Zustände können vorhanden sein und die Theilung tritt dennoch nicht ein, weil das richtige Massenverhältniss zwischen Kern und Zelle oder zwischen den verschiednen Idioplasma-Arten des Kerns noch nicht da ist. So denke ich mir den Zustand eines befruchtungsbedürftigen Eies nach Ausstossung der ovogenen Kernsubstanz, d. h. der Richtungskörperchen. Dass diese ausgestossen wurden, beweist eben, dass die Masse des Kerns vorher genügte, um Theilung hervorzurufen. Nachher genügt sie aber nicht mehr dazu.

Ein Beispiel wird meine Meinung noch deutlicher machen. Bei Ascaris megalocephala bildet die Kernsubstanz des Eikerns zwei Schleifen, die des Spermakerns ebenfalls, der Furchungskern enthält also vier Schleifen und ebenso die ersten Furchungszellen. Gesetzt nun, die erste embryonale Kerntheilung erfordere soviel Kernsubstanz, als zur Bildung von vier Schleifen gehört; so würde ein Ei, welches nur zwei oder drei Schleifen aus seinem Kernfaden bilden kann, sich

unmöglich parthenogenetisch entwickeln können, es würde auch die erste Theilung nicht zu Stande bringen. Nehmen wir weiter an, dass vier Schleifen zwar genügen, um Kerntheilung einzuleiten, dass aber zur Durchführung der ganzen Ontogenese (einer bestimmten Art) vier Schleifen von bestimmter Grösse und Masse nothwendig sind, so würden Eier, deren Eikern einen Kernfaden von nur eben genügender Länge besitzt, um sich in vier Segmente zu zerlegen, zwar die erste Theilung durchführen können, vielleicht auch noch die zweite, dritte — n^{te}, aber auf irgend einem Punkte der Ontogenese wird die Kernsubstanz ungenügend werden und die Entwicklung wird stille stehen. Das wären dann jene Eier, die ohne Befruchtung zwar in Entwicklung eintreten, aber vor Beendigung derselben still stehen. Man könnte diese Verlangsamung der Entwicklung bis zu schliesslichem Stillstand etwa einem Eisenbahnzug vergleichen, der eine Reihe von Anschlüssen zu erreichen hat und der wegen mangelhafter Maschine zu langsam fährt. Er erreicht aber, wenn auch mit einiger Verspätung, noch den ersten, vielleicht, wenn auch mit noch grösserer Verspätung, auch noch den zweiten oder dritten Anschluss, aber schliesslich — da die Verspätung immer wächst — muss er ihn verfehlen. Die Kernsubstanz wächst während der Entwicklung unausgesetzt; aber das Tempo ihrer Zunahme ist bedingt durch die zwei Factoren ihrer eignen Masse und der Ernährung. Die Ernährung nun hängt bei der Entwicklung des Eies von der Masse des Zellkörpers ab, die gegeben ist und nicht vergrössert werden kann; wenn nun die Kernmasse von Anfang an um Etwas zu gering war, so wird sie von Stadium zu Stadium immer ungenügender werden, da ihr Wachsthum geringer ist, als es selbst bei normaler Anfangsmasse hätte sein müssen, folglich von Stufe zu Stufe ein immer stärkeres Zurückbleiben hinter der Normalmasse eintreten muss, ähnlich jenem Eisenbahnzug, der immer weiter hinter den Anschlussstationen zurückbleibt, weil seine Maschine, mag sie auch möglichst stark geheizt werden, die normale Fahrgeschwindigkeit nicht erreichen kann.

Man wird mir einwerfen, dass die vier Schleifen bei Ascaris doch nicht zur Kerntheilung nothwendig sein könnten, da ja bei der Abtrennung der Richtungskörper eine Kerntheilung stattfinde, aus der der Eikern mit nur zwei Schleifen hervorgehe. Allein das beweist doch nur, dass die Masse von vier Schleifen nicht für alle Kerntheilungen nöthig ist, keineswegs widerlegt es die Annahme, dass zur Theilung des Furchungskerns diese bestimmte Masse, deren sichtbarer Ausdruck die vier Schleifen sind, auch entbehrt werden könnte. Man darf doch die Zellsubstanz nicht ganz ausser Acht lassen; wenn sie auch nicht der Träger der Vererbungstendenzen ist, so ist sie doch für jede Action des Kerns nothwendig und sicherlich auch in hohem Grade bestimmend. Nicht umsonst steigt bei allen thierischen Eiern, die wir kennen, das Keimbläschen zur Reifungszeit an die Oberfläche des Eies und vollzieht dort seine Umwandlung; offenbar ist es dort ganz andern Einflüssen von Seiten des Zellkörpers unterworfen, als im Centrum des Eies, und gewiss könnte eine so ungleiche Zelltheilung, wie sie bei der Abschnürung der Richtungskörperchen erfolgt, gar nicht stattfinden, wenn der Kern im Centrum des Eies liegen bliebe.

Das hindert aber nicht, dass nicht unter Umständen die Kernsubstanz des Eikerns nach Abschnürung der Richtungskörper doch grösser sein und die nöthigen vier Kernschleifen bilden könnte. Eier also, bei welchen die Masse des Eikerns — das Keimplasma — so gross wäre, dass die erforderlichen vier Kernschleifen in normaler Grösse ebenso gross, als sie durch Befruchtung gebildet werden, sich ausgestalten könnten, das wären Eier, die auf parthenogenetischem Wege sich entwickeln könnten und müssten.

Natürlich ist die Vierzahl der Schleifen nur als Beispiel gewählt; für jetzt wissen wir noch nicht, ob überall grade vier Schleifen im Furchungskern liegen, überhaupt ruhen ja diese ganzen Erwägungen, soweit sie ins Einzelne gehen, auf willkürlicher Annahme, aber die Grundvorstellung, dass die Masse des Kerns entscheidet ceteris paribus, muss ich für

richtig und für einen aus den Thatsachen hervorgehenden Schluss halten. Es liegt auch gar nicht ausserhalb des Bereichs der Möglichkeit, dass es noch gelingen werde, die Richtigkeit dieser Annahme zu erweisen. Wenn es gelingt, bei ein und derselben Art die Kernschleifen des durch Befruchtung und andrerseits des auf parthenogenetischem Wege gebildeten Furchungskerns zu ermitteln, so wird die Entscheidung gegeben sein.

Man wird mir aber vielleicht die Fortpflanzung der Bienen als Einwurf entgegenhalten. Aus dem gleichen Ei wird hier ein weibliches oder ein männliches Thier, je nachdem das Ei befruchtet wurde, oder nicht; dasselbe Ei, was befruchtet werden kann, vermag also, falls es keinen Samenfaden erhält, sich parthenogenetisch zu entwickeln. Die befruchtete Königin hat es in ihrer Gewalt, ein Ei zum Männchen oder Weibchen werden zu lassen, indem sie dasselbe unbefruchtet ablegt oder Sperma hinzutreten lässt. Sie „weiss es im Voraus“ [1]), ob das Ei sich weiblich oder männlich entwickeln wird, und legt die einen in Arbeiter- oder Königinzellen, die andern in Drohnenzellen. Nach den Entdeckungen Leuckart's und von Siebold's sind alle Eier an sich entwicklungsfähige männliche und werden nur durch Befruchtung in weibliche verwandelt. Dies scheint unvereinbar mit der hier vorgetragenen Ansicht von der Ursache der Parthenogenese, denn wenn wirklich dasselbe Ei mit genau demselben Inhalt, vor Allem mit genau demselben Furchungskern sich geschlechtlich oder parthenogenetisch entwickeln kann, dann muss die Befähigung zu parthenogenetischer Entwicklung anderswo ihren Grund haben, als in der Quantität des Keimplasmas.

So scheint es; ich glaube aber, dass dem nicht so ist. Ich bezweifle zwar durchaus nicht, dass wirklich dasselbe Ei

[1]) So drücken sich die Bienenzüchter aus, z. B. der verdiente von Berlepsch; genauer gesprochen würde man natürlich sagen müssen, der Anblick einer Drohnenzelle reize die Biene zum Ablegen eines unbefruchteten, der Anblick einer Arbeiter- oder Königinzelle zur Ablage eines befruchteten Eies.

sich mit oder ohne Befruchtung entwickeln kann, vielmehr habe ich aus sorgfältigem Studium der zahlreichen und vortrefflichen Untersuchungen über diesen Punkt, welche ausser von den oben Genannten in ganz besonders schlagender Weise auch von Bessels[1]) angestellt wurden, die Ueberzeugung der Richtigkeit und Unumstösslichkeit dieses Satzes gewonnen. Man muss unumwunden anerkennen, dass dieselben Eier, welche unbefruchtet sich zu Drohnen entwickeln, Arbeiterinnen oder Königinnen geben, wenn sie befruchtet werden. Schon ein einziger Versuch, wie ihn Bessels anstellte, ist dafür beweisend. Er schnitt einer jungen Königin die Flügel ab, machte sie dadurch unfähig zum Hochzeitsflug und beobachtete nun, dass alle Eier, die sie legte, sich zu männlichen Individuen entwickelten. Er hatte den Versuch in anderer Absicht angestellt, nämlich um den Beweis zu führen, dass aus unbefruchteten Eiern Drohnen entstehen; da aber junge, eben befruchtete Königinnen normaler Weise nur weibliche Eier, d. h. befruchtete legen, so beweist der Versuch zugleich den obigen Satz, denn dieselben, zuerst reifenden Eier würden befruchtet worden sein, falls die Königin begattet gewesen wäre. Die Annahme, dass die Königin zu gewisser Zeit etwa befruchtungsbedürftige, zu anderer Zeit parthenogenetische Eier hervorbringe, ist durch diesen Versuch vollkommen ausgeschlossen: die Ovarial-Eier müssen alle genau von derselben Art sein, es gibt keinen Unterschied zwischen solchen, die befruchtet werden und solchen, die nicht befruchtet werden.

Folgt nun aber daraus, dass die Masse des Keimplasmas im Furchungskern das Entscheidende für den Beginn der Embryonalentwicklung nicht sein kann? Ich glaube nicht. Es ist ja sehr wohl denkbar, dass der Eikern, nachdem er sich des ovogenen Nucleoplasmas entledigt hat, in doppelter

[1]) E. Bessels, „Die Landois'sche Theorie widerlegt durch das Experiment". Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 18, p. 124. 1868.

Weise zum Furchungskern vervollständigt werden kann, einmal durch Copulation mit einem Spermakern und dann durch einfaches Wachsthum auf das Doppelte seiner Masse. Es liegt in dieser letzteren Annahme so wenig etwas Unwahrscheinliches, dass man vielmehr eher zu fragen geneigt ist, warum denn ein solches Wachsthum nicht bei allen Eiern eintritt, wenn sie unbefruchtet bleiben? Darauf wird denn die richtige Antwort wohl die sein, dass es der Natur auf die Durchführung der geschlechtlichen Fortpflanzung ankam und eine allgemein stattfindende Parthenogenesis nur dadurch verhütet werden konnte, dass die Eier steril gemacht wurden, falls sie unbefruchtet blieben. Dies geschah dadurch, dass der Eikern nach Ausstossung des ovogenen Nucleoplasmas die Fähigkeit weiter zu wachsen verlor.

Der Fall der Biene beweist sehr schön, dass der Unterschied zwischen Eiern, die der Befruchtung bedürfen und solchen, die sie nicht bedürfen, erst nach der Reifung des Eies und nach der Entfernung des ovogenen Plasmas eintritt. Die Vermehrung des Keimplasmas kann unmöglich hier schon vorher dagewesen sein, denn sonst würde der Eikern in jedem Falle allein schon die Embryonalentwicklung einleiten und das Ei könnte — aller Wahrscheinlichkeit nach — überhaupt nicht befruchtet werden. Denn der Gegensatz von Ei- und Spermakern beruht doch wohl eben darauf, dass jeder für sich allein ungenügend ist und der Ergänzung bedarf; wenn diese Ergänzung auf das Doppelte also schon vorher geleistet wäre, so würde der Eikern entweder dann keine Anziehung mehr auf den Spermakern ausüben, oder es würde — wie in den interessanten Superfötationsversuchen von Fol — zwar die Copulation eintreten, aber Missbildung des Embryo die Folge sein. Bei Daphniden glaube ich seiner Zeit gezeigt zu haben[1]), dass die Sommereier sich nicht nur parthenogenetisch entwickeln, sondern dass sie niemals befruchtet

[1]) „Daphniden", Abhandl. VI, p. 324.

werden, und dies wird vielleicht seinen Grund darin haben, dass sie nicht befruchtungsfähig sind, weil ihr Furchungskern bereits gebildet ist.

Bei den Bienen wird also der Eikern, welcher sich mit der Reifung des Eies aus dem Keimbläschen bildet, entweder sich mit einem Spermakern copuliren, oder aber — falls kein Samenfaden das Ei erreicht — aus eigner Kraft zur doppelten Masse des Furchungskerns heranwachsen. Dass dabei im letzteren Fall der Embryo männlichen, im ersteren weiblichen Geschlechtes wird, ist eine Thatsache, die hier nicht weiter in Betracht kommt.

Es ist klar, dass ein solches Wachsen des Keimplasmas zunächst zwar wohl von der Ernährung des Kerns abhängt, d. h. also vom Eizellkörper, in erster Linie aber von innern Zuständen des Kerns selber, von seiner Wachsthumsfähigkeit. Es ist anzunehmen, dass diese letztere dabei die Hauptrolle spielt, da ja überall in der organischen Natur die Grenze, welche dem Wachsthum gesetzt ist, auf innern Zuständen des wachsenden Körpers beruht, und nur in mässigem Grade durch Unterschiede der Ernährung verschoben werden kann. Die phyletische Erwerbung der Fähigkeit zu parthenogenetischer Entwicklung wird also auf einer Verschiebung der Wachsthumsfähigkeit des Eikerns beruhen.

Die hier vorgetragene Auffassung der Parthenogenese nähert sich am meisten der Ansicht Strasburger's, insofern dieser das Ausbleiben parthenogenetischer Entwicklung ebenfalls auf die zu geringe Menge des nach Ausstossung der Richtungskörperchen im Ei zurückbleibenden Nucleoplasmas bezieht, sie weicht aber von ihm darin ab, dass sie dies Eintreten von Parthenogenese nur in einer Vermehrung dieses Nucleoplasmas auf die normale Grösse des Furchungskerns sieht. Strasburger vermuthet „besonders günstige Ernährungsbedingungen, welche dem Mangel an Nucleo-Idioplasma entgegenwirken“, während mir die Ernährung schon desshalb in zweiter Linie zu stehen scheint, weil bei den Bienen

dasselbe Ei befruchtet oder parthenogenetisch sich entwickeln kann, die Ernährungsbedingungen des Kerns also in beiden Fällen die gleichen sind. Strasburger[1]) stellt drei Möglichkeiten auf, wie Parthenogenese zu Stande kommen könne; er denkt zunächst an eine „Ergänzung des Idioplasmas im Eikern" durch besonders günstige Ernährungsverhältnisse. Dabei wird man freilich sofort zu der Frage geführt, warum denn ein Theil dieses „Idioplasmas" vorher ausgestossen werden musste, wenn er doch unmittelbar darauf wieder nothwendig wurde. Das würde sich nur durch die oben gemachte Voraussetzung erklären, dass das ausgestossene Kernplasma von anderer Beschaffenheit sei, als das jetzt neu gebildete. Freilich wissen wir ja auch noch nicht sicher; ob bei den Eiern, bei welchen Parthenogenese vorkommt, ein Richtungskörperchen ausgestossen wird, aber wir wissen doch, dass das Ei der Biene dieselben Reifeerscheinungen durchmacht, mag es befruchtet werden, oder nicht. Die zweite Möglichkeit, „dass unter diesen Bedingungen das halbe (— oder wohl richtiger viertel —) Idioplasma des Eikerns zur Einleitung der Entwicklungsvorgänge im Cyto-Idioplasma genüge", kann ich kaum für annehmbar halten, und die letzte, „dass das Cyto-Idioplasma hier, von der Umgebung aus ernährt, an Masse zunahm und den Eikern zwang in Theilung einzutreten", setzt voraus, dass der Zellkörper den Anstoss zur Theilung des Kerns gibt, was jedenfalls noch nicht erwiesen ist. Mir scheinen die Thatsachen viel mehr darauf hinzuweisen, dass der Zellkörper nur die Bedeutung eines Nährbodens für den Kern hat und grade die von Strasburger angezogenen, schon erwähnten Beobachtungen von Fol über Superfötation scheinen mir dies des Weiteren zu belegen. Wenn Spermakerne im Ueberschuss ins Ei eindringen, so können diese unter dem ernährenden Einfluss des Zellkörpers zu Attractionscentren werden und einen Amphiaster bilden, d. h. den ersten Schritt zur Kern- und Zelltheilung thun. Sie können

[1]) a. a. O. p. 150.

nicht den ganzen Zellkörper beherrschen und zur Theilung bringen, aber sie erzwingen sich eine gewisse Machtsphäre, und sie thun dies, nachdem sie auf Kosten des Zellkörpers zu einer gewissen Grösse herangewachsen sind. Strasburger hat ganz Recht, wenn er dies eine „partielle Parthenogenesis“ nennt; eine solche wird aber vermuthlich jeder Eikern auch eingehen, nur dass er sie nicht in allen den Fällen zu totaler Parthenogenesis steigern kann, wo er — wie hier der Spermakern — vermöge der ihm innewohnenden Assimilationskraft nicht die genügende Grösse erlangen kann. Aber nicht die Zelle zwingt den Kern zur Theilung, sondern umgekehrt. Es wäre auch vollkommen irrig zu glauben, dass parthenogenetische Eier ein grösseres Nährmaterial enthalten müssten, um dadurch den Kern besser zu ernähren. Die parthenogenetischen Eier von gewissen Daphniden (Bytotrephes, Polyphemus) sind sehr viel kleiner, als die befruchtungsbedürftigen Wintereier derselben Arten; auch ist es ein Irrthum, wenn Strasburger meint, es sei „mit Sicherheit festgestellt, dass günstige Ernährungsbedingungen bei Daphniden parthenogenetische Entwicklung veranlassen, während ungünstige Bedingungen die Bildung befruchtungsbedürftiger Eier hervorrufen“. Allerdings hat sich Carl Düsing [1]) in seinem beachtenswerthen Buch über die Entstehung des Geschlechts mit Geschick und Scharfsinn bemüht, aus meinen Versuchen und Beobachtungen über die Fortpflanzung der Daphniden den Satz zu erweisen, „dass sich je nach der Stärke der Ernährung im Ovarium Winter- oder Sommereier bilden“, ich glaube aber nicht, dass ihm dies gelungen ist. Jedenfalls kann von einer „Sicherstellung“ desselben keine Rede sein. Wohl habe ich beobachtet, dass bei solchen Daphniden (Sida), welchen man in Gefangenschaft nicht die richtige Nahrung verschaffen kann, welche also Hunger leiden, die reifenden Eier in ihren Ovarien zerfallen und resorbirt werden, dass also solche Thiere ge-

[1]) Carl Düsing, „Die Regulirung des Geschlechtsverhältnisses“. Jena 1884.

wissermaassen ihr Leben fristen auf Kosten ihrer Nachkommenschaft; aber es wäre ganz verfehlt, wollte man mit Düsing aus der Aehnlichkeit, welche solche schwindenden Eifollikel mit den bei der Wintereibildung normalerweise sich auflösenden Keimzellengruppen besitzen, den Schluss ziehen, dass bei einem mässigeren Grad von Hunger Wintereier gebildet worden wären. Düsing citirt ferner meine gelegentliche Angabe, dass Bildung von Dauereiern bei Daphnia öfters in solchen Versuchsgläsern eingetreten sei, die ich „längere Zeit nachzusehen versäumt und in denen sich nun eine zahlreiche Nachkommenschaft angesammelt hatte". Er schliesst völlig irrthümlich auf Nahrungsmangel in diesen vernachlässigten Gläsern; hätte ich einen solchen Schluss voraussehen können, so würde ich ihm leicht haben vorbeugen können durch den Zusatz, das grade in solchen Gläsern eine ungestörte Wucherung verschiedentlicher Algen stattfand, so dass nicht Mangel, sondern Ueberfluss an Nahrung in ihnen herrschte. Ich habe übrigens seither direkte Versuche angestellt, indem ich Jungfernweibchen so knapp wie möglich ernährte; sie gingen aber in keinem Fall zur geschlechtlichen Fortpflanzung über [1]).

Es gehört schon einige Voreingenommenheit dazu, um nicht zu sehen, dass schon die Genese der beiderlei Eier selbst eine Entstehung der Sexualeier aus Mangel und schlechterer Ernährung gradezu ausschliesst. Die befruchtungsbedürftigen Dauereier sind stets grösser, als die parthenogenetischen „Sommer"-Eier und brauchen weit mehr Nährmaterial, als diese. Bei Moina z. B. gehören zur Bildung eines Dauereies über 40 grosse Nährzellen, zu der eines Sommereies nur 3! Düsing kennt diese Thatsachen und führt sie an! Wie sollte auch Dauerei-Bildung von schlechterer Ernährung abhängen, da doch die Zeit der Dauerei-Bildung grade die des allerreichlichsten Nahrungsvorraths ist.

[1]) Ich denke diese Versuche an einem andern Orte gelegentlich im Zusammenhang mit andern Beobachtungen mitzutheilen.

Bei allen Seebewohnern z. B. tritt die sexuelle Fortpflanzung erst gegen den Herbst hin auf, die Dauereier sind hier ächte Wintereier, bestimmt, die Art über den Winter hinaus zu erhalten. Zu keiner Zeit des Jahres aber ist die Nahrung der Daphniden so reichlich vorhanden, wie im September und October, oft auch noch bis tief in den November hinein (in Süddeutschland). Für die zahlreichen Moderfresser sind die Wasser zu dieser Zeit angefüllt mit Flocken pflanzlicher und thierischer Zerfallprodukte, für die räuberischen Polyphemiden wimmelt es von allen Arten von Crustaceen, Räderthieren und Infusorien; wo sollte da Mangel an Nahrung herkommen? Wer je im Herbst mit dem feinen Netz in unsern Süsswassern gefischt hat, der wird zuerst erstaunt gewesen sein über den enormen Reichthum an niederen Thieren, und dies um so mehr, wenn er im Stande war, es mit der spärlichen Frühjahrsbevölkerung derselben Oertlichkeiten zu vergleichen. Im Frühjahr und Sommer aber pflanzen sich die betreffenden Daphniden durch Parthenogenese fort. Ich bin weit entfernt, meine Versuche an Daphniden für erschöpfend und abschliessend zu halten, und habe dies ja auch bei ihrer Veröffentlichung gesagt, aber so viel scheint mir allerdings durch sie festgestellt zu sein, dass direkte, das einzelne Individuum treffende Einflüsse, heissen sie Ernährung oder Temperatur oder sonstwie, nicht die Art der Eier bedingen, welche hervorgebracht werden, sondern der indirekte Einfluss der Lebensbedingungen, vor Allem die durchschnittliche Häufigkeit des Eintritts von schädlichen, die gesammte Colonie vernichtenden Ereignissen, wie sie die Winterkälte, oder das sommerliche Austrocknen der Pfützen darstellen. Ich kann gegenüber Düsing nur auf das verweisen, was ich früher gegen Herbert Spencer[1]) vorbrachte, der schon dieselbe Ansicht aufgestellt hat, „dass herabgesetzte Ernährung die geschlechtliche Fortpflanzung zur Folge habe".

[1]) Weismann, Daphniden, Abhandl. VII, p. 329; Herbert Spencer, „Die Principien der Biologie"; deutsch von Vetter, Stuttgart 1876, p. 249.

Eine meiner Beobachtungen scheint nun freilich dieser Ansicht eine Stütze zu gewähren, aber doch nur, wenn man sie ausser Zusammenhang betrachtet. Ich meine das Verhalten der Gattung Moina, die Thatsache, dass beim Fehlen von Männchen solche Weibchen von Moina, welche Sexualeier in ihren Ovarien tragen, und welche auch später beim Vorhandensein von Männchen nur befruchtungsbedürftige Eier producirt haben würden, zur Bildung parthenogenetischer Sommereier übergehen, falls das betreffende Winterei nicht abgelegt, sondern im Eierstock resorbirt wird. Das sieht freilich auf den ersten Blick so aus, als ob die durch den Zerfall des grossen Wintereies gesteigerte Nahrungszufuhr im Ovarium die Erzeugung parthenogenetischer Eier hervorrufe. Dieser Anschein wird noch erhöht durch Folgendes. Der Uebergang zur Parthenogenese kommt nur bei der einen Art von Moina, bei Moina rectirostris vor, bei dieser aber stets und ohne Ausnahme; bei der andern von mir untersuchten Art, Moina paradoxa, werden einmal gebildete Wintereier auch stets abgelegt, und bei dieser Art gehen solche Weibchen nicht zur Sommerei-Bildung über. Dennoch ist Düsing im Irrthum, wenn er dieses Beharren bei der Bildung von Sexualeiern darauf bezieht, dass hier die starke Zufuhr von Nahrung durch das im Ovarium zerfallende Ei in Wegfall kommt. Bei vielen andern Daphniden, die ich untersucht habe, wenden sich die Weibchen häufig wieder der Bildung parthenogenetischer Sommereier zu, nachdem sie ein oder mehrmals befruchtete Dauereier abgelegt haben. So verhält es sich z. B. bei allen Daphnia-Arten, die ich kenne, und dies allein beweist wohl, dass die abnorme Nahrungszufuhr eines im Ovarium zerfallenden reifen Wintereies nicht die Ursache darauf folgender Parthenogenese ist, wie es denn zugleich wieder von Neuem beweist, dass auch die bessere oder schlechtere Ernährung des ganzen Thiers Nichts mit der Art der Eibildung zu thun hat, denn die Ernährung ist ja inzwischen dieselbe geblieben, jedenfalls nicht besser geworden. Es ist irrig, überall direkte äussere Ursachen für den

Modus der Eibildung verantwortlich zu machen. Natürlich müssen direkte Ursachen da sein, die es bedingen, dass ein Keim zum Winterei, ein anderer zum Sommerei wird, aber sie liegen nicht ausserhalb des Thieres und nicht in der Nahrungszufuhr zu seinem Ovarium, sondern in jenen, für uns heute noch nicht weiter analysirbaren Verhältnissen, welche wir als die specifische Constitution der Art vorläufig bezeichnen müssen. In jungen Männchen von Daphniden sehen die Hoden genau so aus, wie in jungen Weibchen die Ovarien [1]; dennoch werden sie Spermazellen liefern und nicht Eier, dafür bürgt uns die am jungen Thier schon erkennbare männliche Form der ersten Antenne, oder des Klammerfusses. Wer kann aber sagen, welche direkte Ursachen die Keimzellen hier veranlassen, zu Spermazellen zu werden und nicht zu Eizellen? Liegt es etwa an der Ernährung? Oder liegt es an der Ernährung, wenn stets die dritte Keimzelle einer vierzelligen Keimgruppe weiblicher Daphniden zur Eizelle wird, die andern aber sich zu Gunsten des Eies als Nährzellen auflösen?

Das sind, glaube ich, deutliche Beispiele dafür, dass die direkt bewirkenden Ursachen der Richtung, welche die Entwicklung in einem speciellen Fall einschlägt, nicht in den äussern Einflüssen zu suchen sind, sondern in der Constitution der betreffenden Theile.

Ganz ebenso verhält es sich bei der Entscheidung über die Qualität der Eibildung. In der Constitution der einen Moina-Art ist es enthalten, dass ein bestimmtes Thier nur Wintereier producirt oder nur Sommereier, bei der andern Moina-Art kann der Wechsel zur Sommereibildung eintreten, er erfolgt aber nur, wenn das Winterei unbefruchtet bleibt. Das letztere erscheint mir als eine specielle Anpassung dieser und anderer Arten vielleicht an den hier öfters eintretenden Männchenmangel. Jedenfalls leuchtet es ein, dass ein Vortheil

---

[1]) Dasselbe ist seither für Arten aus verschiednen andern Thiergruppen festgestellt worden.

darin liegt, wenn bei ausbleibender Befruchtung das befruchtungsbedürftige Ei für den Organismus nicht verloren geht, sondern resorbirt wird. Es ist dies eine Einrichtung, die der nachfolgenden Produktion von Sommereiern zu Gute kommt, ohne aber doch ihre Ursache zu sein.

Die Dinge liegen in der Natur nicht immer so einfach, das zeigt die kleine Gruppe der Daphniden sehr deutlich. Bei manchen Arten sind die Weibchen, welche Wintereier hervorbringen, reine Sexualweibchen und gehen niemals zur Parthenogenese über, bei andern können sie dies thun, thun es aber nur bei Männchenmangel, bei noch andern aber geschieht es regelmässig. Ich habe in meinen Daphniden-Arbeiten zu zeigen versucht, wie dies mit den verschiednen äussern Bedingungen, unter denen die verschiednen Arten leben, zusammenhängen kann, ganz ebenso, wie auch der frühere oder spätere Eintritt der Sexualperiode, und wie schliesslich der ganze cyklische Wechsel von sexueller und parthenogenetischer Fortpflanzung auf Anpassung an bestimmte äussere Lebensbedingungen beruht.

Sollte ich aber sagen, wie man sich etwa die direkten Ursachen vorzustellen und wo man sie zu suchen habe, welche es bewirken, dass das eine Mal parthenogenetische Sommereier, das andere Mal befruchtungsbedürftige Wintereier hervorgebracht werden, so kann ich das von der oben dargelegten Hypothese über die Zusammensetzung des Keimbläschens aus ovogenem Kernplasma und aus Keimplasma ohne Schwierigkeit thun. Ich möchte aber dabei etwas weiter ausgreifen und auch die beiden oben als Beispiele aufgeführten Fälle von den Ei-Nährzellen und den Spermazellen heranziehen.

Die direkte Ursache, warum die völlig identisch erscheinenden Zellen des jugendlichen Daphniden-Spermariums und -Ovariums sich einerseits zu Spermazellen, andrerseits zu Eizellen entwickeln, sehe ich darin, dass in dem Kernplasma beider zwar völlig gleiches (etwaige individuelle Verschiedenheiten abgerechnet) Keimplasma enthalten ist, aber verschiednes histogenes Kernplasma; in den

männlichen Keimzellen nämlich spermogenes, in den weiblichen ovogenes Plasma. Dies muss sogar so sein, wenn anders unsre Grundanschauung richtig ist, dass die specifische Natur des Zellkörpers von der seines Kerns bestimmt wird.

Ebenso werden die weiblichen Keimzellen des Daphniden-Ovariums, die zuerst nicht im geringsten von einander sich unterscheiden, doch dadurch verschieden sein, dass ihr Kernplasma ein Gemisch verschiedner Plasma-Arten in verschiednem Verhältniss ist. Keimzellen, die feinkörnigen ziegelrothen Winterdotter (Moina rectirostris) bilden sollen, müssen ein ovogenes Plasma von etwas anderer Molekülarstructur besitzen, als solche, welche nur wenige grosse blaue Fettkugeln (Sommereier derselben Art) abscheiden sollen. Weiter wird auch das Verhältniss zwischen Keimplasma und ovogenem Plasma in beiderlei Keimzellen ein verschiednes sein können, und es wäre eine sehr einfache Erklärung der sonst räthselhaften Rolle, welche die Nährzellen spielen, dürfte man annehmen, dass bei ihnen die Beimischung von Keimplasma ganz fehlt; es wäre damit die Ursache gegeben, warum sie nicht in embryonale Entwicklung eintreten können, sondern bis zu einer gewissen Grösse heranwachsen und dann stille stehen, wenn freilich auch daraus allein es sich noch nicht erklärte, warum sie sich dann nun langsam in der umgebenden Flüssigkeit auflösen. Wenn man aber weiss, dass auch Eizellen sich sofort aufzulösen beginnen, sobald die betreffende Daphnide schlecht ernährt wird, so wird man kaum umhin können, auch die Auflösung der Nährzellen auf ungenügende Ernährung zu beziehen, welche eintritt, sobald die Eizelle bei Erreichung einer bestimmten Grösse eine überlegene Assimilationskraft geltend macht. Es war aber bisher durchaus nicht zu verstehen, warum grade immer die dritte Eizelle einer Keimzellengruppe diese Ueberlegenheit entwickelte und zur Eizelle wurde; besässe sie eine in Bezug auf Ernährung begünstigte Lage, so könnte man vermuthen, dass sie den drei andern Keimzellen in der Entwicklung voraneilte und diese dadurch am Weiterwachsen verhinderte; allein davon

lässt sich Nichts mit irgend welcher Wahrscheinlichkeit sehen, wie ich dies auch früher schon hervorhob, obwohl ich mich zuletzt aus Mangel einer besseren Erklärung dennoch zu dieser Annahme entschloss, wenn auch nur als zu einer „provisorischen Zurechtlegung der Thatsachen". Es bot sich mir damals noch nicht die Möglichkeit die Ursache der späteren Verschiedenheit jener vier, dem Anschein nach völlig identischen Zellen in ihre eigne Substanz zu verlegen. Jetzt aber steht es uns frei, die Annahme zu machen, dass mit der Theilung einer Urkeimzelle in zwei, und dann in vier Keimzellen eine ungleiche Theilung des Kernplasmas einhergehe, derart, dass nur eine der vier Zellen zugleich Keimplasma mit ovogenem Kernplasma erhalte, die drei andern aber nur das letztere. Auf diese Weise wird es auch verständlich, dass gelegentlich auch einmal die zweite Zelle der Keimgruppe zum Ei wird, was von meinem früheren Erklärungsversuch aus ganz unverständlich blieb. Es scheint mir durchaus kein Einwurf gegen diese Ansicht, dass auch ächte Eizellen, ja das ganze Ovarium mit allen seinen grösseren Keimzellen zerfallen und resorbirt werden kann, wenn das Thier anhaltend hungert, so wenig, als es ein Einwurf gegen die Unsterblichkeit der Einzelligen wäre, dass ein Infusorium verhungern kann. Das Wachsthum wird ja überhaupt nicht allein durch die innere Constitution zum Stillstand gebracht, sondern auch durch absoluten Mangel der Nahrung, aber es wäre doch recht verkehrt, wollte man die Grössendifferenzen der verschiednen Thierarten von dem verschiednen gutem Ernährungsgrad derselben herleiten. Wie aber ein Sperling auch bei der allerbesten Ernährung niemals weder die Grösse noch die Gestalt des Adlers erreicht, so wird auch die zum Sommerei bestimmte Keimzelle niemals weder die Grösse noch die Gestalt und Farbe des Wintereies erreichen; es sind innere, constitutionelle Ursachen, welche bei beiden ihren Entwicklungsgang bestimmen, und im letzteren Falle kann es kaum etwas Anderes sein, als die verschiedne Beschaffenheit ihres Kernplasmas.

Alle diese Erwägungen beruhen auf der Voraussetzung, dass in der Substanz des Keimbläschens zweierlei Idioplasmen vereinigt sind, Keimplasma und ovogenes Plasma. Ich habe dafür bisher noch keinen eigentlichen Beweis vorgebracht, ich glaube aber, dass ein solcher gegeben werden kann.

Es gibt bekanntlich Eier, bei welchen die Richtungskörper erst nach dem Eindringen des Spermatozoons ins Ei ausgestossen werden. Brooks[1]) hat diese Thatsache schon zu einem Beweis gegen die Theorie von Minot und Balfour benutzt, indem er vollkommen richtig schliesst, dass, wenn wirklich das Richtungskörperchen die Bedeutung einer männlichen Zelle hätte, sich nicht absehen liesse, warum das Ei sich nicht auch ohne Befruchtung sollte entwickeln können, da es ja dann die ihm nöthige männliche Kernhälfte immer noch besässe. Solche Eier aber — z. B. die der Auster — entwickeln sich niemals unbefruchtet, sondern sterben, wenn sie nicht befruchtet werden.

Gegen dieses Argument liesse sich höchstens mit einer neuen Hypothese Etwas einwenden, deren Aufstellung ich den Vertheidigern dieser Theorie überlassen will. Aber die betreffende Thatsache scheint mir zugleich auch den Beweis zu liefern für die Anwesenheit zweier verschiedner Kernplasmen im Keimbläschen. Wäre nämlich das Kernplasma der Richtungskörper auch Keimplasma, so wäre nicht abzusehen, wesshalb diese Eier sich nicht parthenogenetisch entwickeln sollten, dass sie ja dann in unbefruchtetem Zustand mindestens ebenso viel Keimplasma enthielten, als sie nach der Befruchtung enthalten.

Dagegen könnte man höchstens dann Etwas vorbringen, wenn man das Kernplasma der Samenzelle für etwas qualitativ Verschiednes von dem der Eizelle hält. Gegen diese Ansicht habe ich mich oben schon gewandt und möchte jetzt noch einmal darauf zurückkommen. Schon vor einer Reihe von Jahren sprach ich die Ueberzeugung aus, dass „der physio-

[1]) Brooks, „The law of heredity“. Baltimore 1883, p. 73.

logische Werth von Samenzelle und Eizelle der gleiche sei, sie verhielten sich „wie 1 : 1“ [1]). Valaoritis [2]) hat mir darauf den Einwand gemacht, dass wenn man unter dem physiologischen Werth einer Zelle den Werth ihrer Leistungen verstehe, es nur eines kurzen Hinweises auf diese letzteren bedürfe, um zu zeigen, wie verschiedenwerthig thatsächlich ihre „Leistungsfähigkeit“ sei. „Ist es doch die Eizelle und nur diese, welche .... die phylogenetischen Stadien des Mutterthiers mehr oder weniger vollständig durchlaufend sich zu einem ihm ähnlichen Wesen gestaltet. Und bedarf es auch allerdings in den meisten Fällen der Einwirkung des Spermatozoids, um jene Kräfte auszulösen, so beweisen doch die Fälle von Parthenogenesis, dass das Ei diese Einwirkung vollkommen entbehren kann.“ Dieser Einwand schien vollkommen berechtigt, so lange man in der Befruchtung noch „die Belebung des Keims“ sah, oder, wie ich es oben ausdrückte, in der Spermazelle den Funken, der die Explosion hervorruft, so lange man ferner die Keimsubstanz noch im Zellkörper erblickte. Jetzt können wir dem Eikörper kaum eine höhere Bedeutung zuschreiben, als die, der gemeinsame Nährboden für die bei der Befruchtung kopulirenden beiden Kerne zu sein. Diese selbst aber — wie Strasburger vollkommen in Uebereinstimmung mit mir sich ausdrückt —: „Spermakern und Eikern sind ihrer Natur nach nicht verschieden.“ Sie können es gar nicht sein, da sie ja beide aus Keimplasma derselben Species bestehen, und ein Gegensatz in ihrer eignen Substanz nicht enthalten sein kann, vielmehr nur ein so geringfügiger Unterschied, wie er den individuellen Verschiedenheiten der fertigen Individuen entspricht. Zwischen ihnen kann desshalb in der That an und für sich keine besondere Anziehung bestehen, und wenn wir sehen, dass Sperma- und Eizelle sich anziehen, wie das ja auf pflanzlichem und thierischem Gebiet erwiesen ist, so sind

[1]) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 33, p. 107. 1873.
[2]) Valaoritis, a. a. O. p. 6.

das sekundäre Erwerbungen, die keine andere Bedeutung haben, als die Geschlechtszellen einander zuzuführen, also Einrichtungen, die dem vibrirenden Schwanz des Spermatozoons, oder der Mikropyle des Eies gleich zu stellen sind, aber keine fundamentalen, in der Molekülarstructur des Keimplasmas begründete Eigenschaften. Bei niedern Pflanzen hat Pfeffer den Nachweis erbracht, dass bestimmte chemische Reize vom Ei ausgehen und das Spermatozoon anziehen, und bei den Phanerogamen sind es nach Strasburger die Synergiden-Zellen in der Spitze des Embryosackes, welche eine Substanz aussondern, die die Fähigkeit besitzt, das Wachsthum des Pollenschlauchs gegen den Embryosack hinzuleiten. Für die Thiere hat bis jetzt nur so viel festgestellt werden können, dass Spermatozoen und Eikörper sich gegenseitig anziehen, die ersteren finden das Ei und bohren sich durch seine Häute durch und das Plasma des Eikörpers kommt dem eindringenden Samenfaden entgegen (cones d'exsudation, Fol bei Seesternen), geräth auch wohl dabei in zuckende Bewegungen, wie dies beim Ei von Petromyzon der Fall ist. Hier muss also eine gegenseitige Reizung und Anziehung stattfinden. Auch zwischen den beiden copulirenden Kernen wird man vielleicht doch eine Anziehung annehmen müssen, da nicht recht abzusehen ist, wie das Cytoplasma allein sie zu einander führen sollte, wie Strasburger will. Es müsste denn sein, dass von dem specifischen Cytoplasma der Spermazelle ein Theil auch dann noch den Kern umhüllt, wenn er in den Eikörper bereits eingedrungen ist. Jedenfalls aber beruht die vermuthete Anziehung zwischen den copulirenden Kernen nicht auf der Molekülarstructur ihres Keimplasmas, sondern auf irgend einem accessorischen Umstand, denn diese ist bei den beiden copulirenden Kernen die gleiche. Wenn es ausführbar wäre, in das Ei irgend einer Art, unmittelbar nach Umwandlung des Keimbläschens zum Eikern, den Eikern eines andern Eies künstlich hineinzubringen, so würden die beiden Kerne wahrscheinlich sich ebenso copuliren, wie wenn der befruchtete Spermakern ins Ei eingedrungen wäre, und

es würde damit der direkte Beweis geliefert sein, dass Ei- und Spermakern in der That gleich sind. Leider wird sich der Versuch wegen technischer Hindernisse schwerlich ausführen lassen[1]); einen theilweisen Ersatz dafür aber leistet die von Berthold festgestellte Thatsache, dass bei gewissen Algen (Ectocarpus und Scytosiphon) nicht nur eine weibliche, sondern auch eine männliche Parthenogenese vorkommt, indem zuweilen auch die männlichen Keimzellen allein sich „zu allerdings sehr schwächlichen Pflänzchen" entwickeln können[2]). Auch die Conjugation darf als Beweis für die Richtigkeit dieser Ansicht angesehen werden. Es kann wohl nicht mehr bezweifelt werden, dass sie die geschlechtliche Fortpflanzung der Einzelligen ist. Bei diesen nun, wie ja auch bei zahlreichen Algen, sind fast immer die beiden conjugirenden Zellen auch äusserlich gleich, und wir haben keinen Grund, anzunehmen, dass sie es nicht auch in ihrer Molekülarstructur soweit seien, als überhaupt ein Individuum derselben Art dem andern gleich sein kann. Nun gibt es aber auch Formen mit entschiedner Differenzirung der sich copulirenden Zellen zu weiblichen und männlichen, und diese Formen sind mit jenen ersten durch Uebergänge verbunden. So copuliren sich z. B. die Zellen der Volvocinen-Gattung Pandorina, ohne dass wir im Stande wären, einen bestimmten Unterschied zwischen ihnen festzustellen, bei Volvox

---

[1]) Seither ist dieser Versuch, wenn auch in umgekehrtem Sinn, ausgeführt worden; nämlich Befruchtung eines künstlich seines Kernes beraubten Eies durch zwei Spermakerne. Vergl. Aufsatz XII. W. 1892.

[2]) Ich citire nach Falkenberg in Schenk's Handbuch der Botanik Bd. II, p. 219, wo es dann weiter heisst: „Es sind dies die einzigen bisher bekannten Beispiele, dass ausgesprochen männliche Sexualzellen, welche den Befruchtungsprocess nicht haben ausführen können, sich als fortbildungsfähig erweisen." Aeusserlich unterscheiden sich übrigens die beiderlei Keimzellen noch nicht, wohl aber dadurch, dass die weiblichen sich festsetzen und die eine Geissel einziehen, während die männlichen fortgesetzt umherschwärmen. Aber auch dieser Grad der Differenzirung verlangt schon die Annahme einer inneren, molekülaren Verschiedenheit.

aber werden grosse Eizellen und winzige Zoospermien gebildet. Wenn wir nun annehmen müssen, dass die Conjugation zweier völlig gleichen Infusorien denselben physiologischen Erfolg hat, wie die Vereinigung zweier Geschlechtszellen höherer Thiere oder Pflanzen, so werden wir der Annahme nicht entgehen können, dass das Wesentliche des Vorgangs schon in jenen völlig gleichen Infusorien gegeben war, dass also die Unterschiede, welche bei Pandorina vielleicht schon angedeutet, bei Volvox und bei allen höheren Thieren und Pflanzen scharf ausgesprochen vorhanden sind, nicht das Wesen des Vorgangs betreffen, sondern von secundärer Bedeutung sind. Fasst man vollends die ausserordentlich verschiedenartige Ausbildung der beiderlei Geschlechtszellen nach Grösse, Gestalt, Hüllen, Beweglichkeit und schliesslich nach ihrem numerischen Auftreten ins Auge, so bleibt gar kein Zweifel, dass wir es hier lediglich mit Einrichtungen zu thun haben, die das Zusammentreffen der beiderlei Copulationszellen sichern sollen, Anpassungen der Art an die bestimmten Bedingungen, unter welchen bei ihr die Befruchtung sich vollziehen muss.

NACHSCHRIFT.

Da es zur Beurtheilung der in dieser Schrift dargelegten Ansichten von Bedeutung ist, zu wissen, ob bei Eiern, welche sich parthenogenetisch entwickeln, ein Richtungskörperchen ausgestossen wird, oder nicht, so möchte ich hier noch kurz mittheilen, dass es mir neuerdings gelungen ist, die Bildung eines Richtungskörperchens von deutlich zelligem Bau bei den Sommereiern von Daphniden nachzuweisen. Genauere Angaben darüber sollen an einem andern Ort nachfolgen.

22. Juni 1885.

Der Verfasser.

Pierer'sche Hofbuchdruckerei. Stephan Geibel & Co. in Altenburg.

erbliche Krankheiten und Missbildungen? Preis: 1 Mark 20 Pf.

Ziehen, Dr. Th., Dozent in Jena, Leitfaden der physiologische Psychologie in 14 Vorlesungen. Mit 21 Abbildungen im Te Preis: 4 Mark.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 3472

image
not
available